

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES MATHÉMATIQUES

Etudes des réseaux trophiques

MICHEL, Cécile

Award date:
2014

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



UNIVERSITE DE NAMUR

Faculté des Sciences

ETUDES DES RESEAUX TROPHIQUES

**Mémoire présenté pour l'obtention
du grade académique de master en Sciences Mathématiques à finalité spécialisée**

Cécile MICHEL

Août 2014



UNIVERSITE DE NAMUR

Faculté des Sciences

ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES

Promoteurs : Timoteo Carletti & Anne-Sophie Libert

**Mémoire présenté pour l'obtention
du grade académique de master en Sciences Mathématiques à finalité spécialisée**

Cécile MICHEL

Août 2014

Résumé

Ce mémoire a pour sujet l'étude des réseaux trophiques, que nous connaissons dans la littérature sous les termes anglais « *Food Webs* ». Faisant partie des systèmes complexes, les réseaux trophiques présentent une structure et des mécanismes encore difficiles à comprendre. La modélisation de tels réseaux est pourtant d'un grand intérêt en écologie puisqu'elle permet de prédire le comportement d'un écosystème soumis à des perturbations telles que l'introduction de nouvelles espèces ou l'extinction d'espèces existantes. Le but de ce mémoire fut donc de synthétiser les recherches existantes sur le sujet et de reproduire et analyser les résultats d'un modèle choisi : le « *Webworld model* ». Après avoir répertorié les propriétés connues et démontrées des réseaux trophiques, nous nous sommes concentrés sur la modélisation de la dynamique de population via ce modèle introduit en 1998 par Caldarelli et amélioré par Drossel, Higgs et McKane par la suite. Les résultats observés démontrent toute la complexité de la structure des réseaux trophiques mais que les modèles sont relativement robustes.

Mots-clés : réseaux trophiques, systèmes complexes, modélisation,
Webworld model

Abstract

The topic of this thesis is the study of food webs. Part of complex systems, food webs have a structure and mechanisms still difficult to understand. Modeling of such networks is however of great interest in ecology since it allows to predict the behavior of an ecosystem subject to disturbances such as the introduction of new species or the extinction of existing species. The aim of this thesis was therefore to synthesize existing research on the subject and to reproduce and analyze the results of a chosen model : the « WebWorld model ». After listing the known and demonstrated properties of food webs, we focused on modeling population dynamics via this model introduced in 1998 by Caldarelli and improved by Drossel, Higgs and McKane thereafter. The study findings show the complexity of the food web structure but that the models are relatively robust.

Keywords : food webs, complex systems, modeling, *Webworld model*

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à mes deux promoteurs pour leur disponibilité et l'aide qu'ils m'ont fournie tout au long de ce mémoire. Je remercie Timoteo Carletti pour sa patience, ses connaissances et son vif intérêt pour le sujet, mais également Anne-Sophie Libert pour ses encouragements, ses mots justes et sa précision.

Je remercie ensuite toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à l'élaboration de ce mémoire, et notamment les jurys, Annick Sartenaer et Frederik De Laender pour le temps qu'ils ont accordé à la lecture de ce mémoire.

Je tiens également à remercier le Département de Mathématiques de l'Université de Namur ainsi que tous les professeurs que j'ai eu la chance de côtoyer durant ces cinq années d'études. L'attention, la considération et les connaissances qu'ils apportent à chaque élève rendent ces études d'autant plus humaines et fructueuses. Je n'oublie pas les secrétaires, et surtout Pascale qui s'est toujours parfaitement occupée de nous.

Qu'auraient été ces cinq dernières années sans la présence de ceux dont j'ai partagé les journées. Je remercie Laetitia, Céline et Gwendoline qui ont égayé les heures plus sombres et également Frédéric qui a été d'un soutien inconditionnel.

Je terminerai par remercier ma famille et mes proches qui m'ont soutenue et supportée du début à la fin sans jamais douter de mes capacités. Leur présence à mes côtés fut la plus précieuse des aides dans les bons moments comme dans les plus difficiles. Un grand merci à tous.

Cécile

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Mise en contexte	1
1.2	Etudes réalisées	3
2	Les réseaux trophiques	4
2.1	Introduction aux réseaux trophiques	4
2.2	Les principales propriétés des réseaux trophiques	5
3	La théorie des graphes	7
3.1	Définitions	7
3.2	Quantités	7
3.3	Disposition	9
3.3.1	Les arbres	9
3.3.2	Les arbres couvrants	10
4	Les propriétés des réseaux trophiques	11
4.1	Propriétés de transport	12
4.1.1	Efficacité	13
4.1.2	Relations allométriques	14
4.2	Résultats observés	16
4.2.1	Efficacité de transport	17
4.2.2	Propriétés écologiques	17
4.2.3	Coefficient de clustering	20
4.2.4	Distance moyenne	21
4.2.5	Distribution $P(k)$ des degrés	21
4.3	Propriétés « Petit-Monde ».	24
5	L'évolution des réseaux trophiques	25
5.1	Approche descriptive du <i>Webworld Model</i>	25
5.1.1	Caractéristiques et matrice de scores	26
5.1.2	Transfert de ressources	26
5.1.3	Compétition entre espèces	26
5.2	Dynamique de population	27
5.2.1	L'équation dynamique	27
5.2.2	Forme simplifiée de prédation	28
5.2.3	Compétition entre espèces	30
5.2.4	Ajout des efforts à la compétition	34

5.3	Stratégie évolutivement stable	36
5.3.1	Application	36
5.4	Approche numérique	38
5.4.1	Evolution des espèces	40
5.4.2	Spéciations et extinctions	41
5.4.3	Calcul de la réponse fonctionnelle	42
5.5	Compétition pour les ressources en l'absence de prédation	43
5.6	Compétition pour les ressources avec prédation	46
6	Robustesse face aux variations de paramètres	49
6.1	Variation du nombre de caractéristiques existantes K	49
6.2	Variation du nombre de caractéristiques attribuées à chaque espèce L	51
7	Conclusions et perspectives	56
7.1	Conclusions sur les réseaux trophiques	56
7.2	Conclusions sur le <i>Webworld Model</i>	57
7.3	Perspectives d'améliorations du modèle	57
7.4	Analyse supplémentaire : la résilience du modèle	58
	Bibliographie	65

Chapitre 1

Introduction

1.1 Mise en contexte

Le sujet de ce mémoire est l'étude des **réseaux trophiques**, mieux connus dans la littérature sous les termes anglais « *food webs* », qui par une traduction littérale signifient « réseaux d'alimentation ». En effet, un réseau trophique représente un ensemble de chaînes alimentaires reliées entre elles et par lesquelles l'énergie et la matière circulent. L'intérêt d'étudier un tel sujet est avant tout écologique : on souhaite pouvoir faire des prédictions adéquates quant à l'évolution des écosystèmes qui nous entourent.

Chacun de ces réseaux représente un **système complexe**, un ensemble d'entités en interaction entre elles dont le comportement est complexe, c'est-à-dire non déductible des comportements de chacune de ses entités. Ces systèmes complexes ont fortement intéressé les recherches ces dernières années, car nombre de leurs propriétés n'ont pas encore été établies ([1], [15], [13] et [26]).

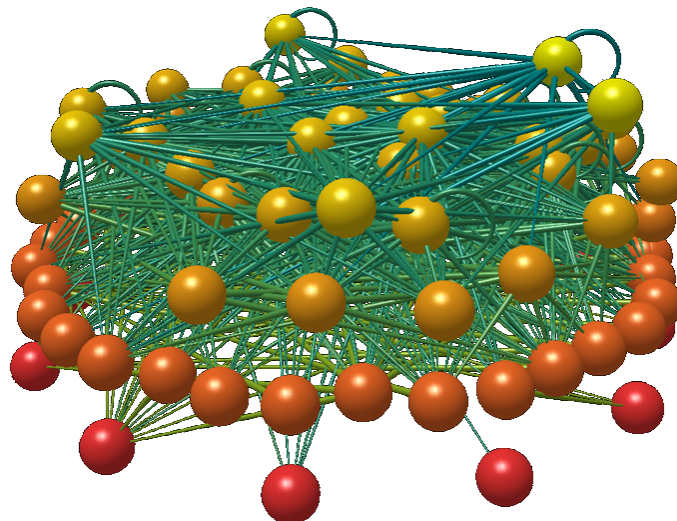


FIGURE 1.1: Exemple de système complexe

Malgré la diversité des systèmes qu'ils représentent, ces **réseaux complexes** partagent souvent des caractéristiques communes. Parmi celles-ci, les propriétés de « *petit monde* » et d'invariance d'échelle (« *scale free* ») ne semblent pas être partagées par les réseaux trophiques, comme nous le verrons plus en détails par la suite.

Un réseau représente, à la fois, un ensemble d'éléments reliés les uns aux autres et ces relations elles-mêmes. Il existe un très grand nombre de réseaux, qui diffèrent de par leurs types d'éléments et de relations. Les quatre catégories suivantes sont celles qui ont été le plus intensivement étudiées [22] :

- **Les réseaux sociaux** : des ensembles de personnes qui interagissent.
- **Les réseaux d'informations** : les réseaux pour lesquels l'information est stockée dans les nœuds.
- **Les réseaux technologiques** : les réseaux créés par l'homme, principalement dans le but de permettre la circulation d'énergie ou la distribution de services ; par exemple, les réseaux aériens, électriques, ... qu'on appelle aussi **réseaux de transport**.
- **Les réseaux biologiques** : les réseaux se rapportant au vivant, comme par exemple un réseau d'interactions entre protéines ou entre êtres vivants.

Nous nous intéressons ici au cas particulier des **réseaux trophiques** (appartenant aux réseaux biologiques) : des ensembles de chaînes alimentaires reliées entre elles, comme illustré par la FIGURE 1.2. On y voit différents niveaux et relations que nous qualifierons par l'adjectif « trophique » dans ce contexte. Chaque espèce du réseau appartient à un niveau trophique selon ses relations avec les autres espèces. Son niveau correspond en réalité à la place qu'elle occupe dans la chaîne alimentaire. Si elle se situe en bas de la chaîne, son niveau trophique est le premier, si elle se situe tout en haut, son niveau trophique est le plus élevé.

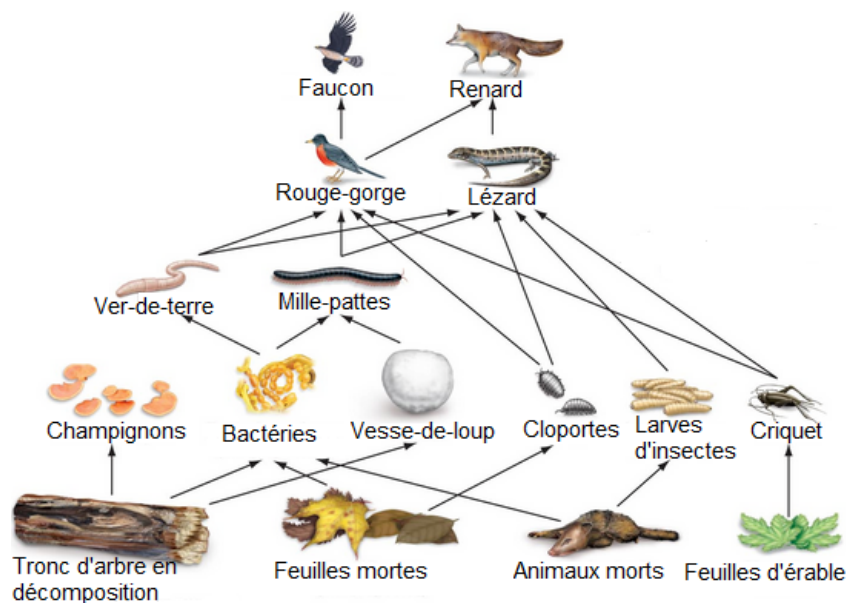


FIGURE 1.2: Exemple de réseau trophique [43]

Dans le cas des réseaux trophiques, l'intérêt se porte sur l'évolution des espèces à l'intérieur d'un écosystème et en particulier sur le comportement des populations soumises à deux phénomènes : l'extinction, qui correspond à la disparition d'une espèce, et la spéciation, qui réfère à l'apparition d'une nouvelle espèce. Un des enjeux de l'écologie est surtout de comprendre les interactions entre espèces et comment celles-ci évoluent, d'analyser la dynamique de population et l'importance de la compétition entre espèces. Ceci permettrait d'identifier les conditions à réunir pour atteindre un équilibre écologique, notamment dans les écosystèmes soumis aux activités humaines, telles que la pêche ou l'agriculture, qui ont des impacts non négligeables sur le nombre d'individus par espèce et sur le nombre d'espèces lui-même.

1.2 Etudes réalisées

Bien que les recherches sur la modélisation des réseaux trophiques soient relativement récentes, quelques modèles ont déjà été proposés afin d'expliquer les procédés sous-jacents à ce type de systèmes complexes. Comprendre le fonctionnement d'un écosystème et les règles qui le régissent n'est pas simple à faire, mais il est cependant possible d'en tirer des propriétés structurales et écologiques. C'est ce que plusieurs modèles ont accompli avec succès ces dernières années [2].

Les plus simples modèles s'appuyaient sur une représentation des relations entre espèces basées sur des graphes aléatoires. Le premier modèle à changer la donne fut le **modèle en cascade** qui ordonna les espèces. Dans ce type de modèle, les espèces sont classées selon leur niveau trophique, leur masse corporelle ou d'autres indices biologiques. Ce classement définit leurs relations trophiques tandis que leurs proies sont choisies aléatoirement parmi les espèces à niveau trophique inférieur. Une des limitations de ce modèle est qu'il ne génère que des réseaux acycliques, à savoir dépourvus de cycles et de cannibalisme.

Le **modèle de niche** apparaît ensuite et améliore cette dernière limitation en ajoutant la notion de « *niche range* » (un intervalle contenant toutes les proies d'un prédateur donné) : les cycles peuvent maintenant exister mais sont d'intervalle, ce qui est plutôt incompatible avec les schémas de réseaux trophiques observés dans la nature.

La **hiérarchie imbriquée** (*nested hierarchy*), un modèle plus récent, organise les prédateurs en groupe de manière à former une hiérarchie, ce qui a l'avantage de mieux représenter la complexité que l'on retrouve dans la plupart des réseaux trophiques observés.

Finalement, arrive le **Webworld Model**, un modèle plus évolué qui se base sur deux types d'échelle temporelle, l'une relative à la vie d'un individu, l'autre se référant à l'évolution de l'écosystème entier. C'est ce modèle que nous avons choisi d'étudier et qui fait l'objet du cinquième chapitre. Le sixième chapitre étudie son comportement face aux changements des paramètres qui le définissent. Nous abordons dans le septième chapitre sa « résilience », capacité à retrouver son état d'équilibre face aux modifications. Finalement, le dernier chapitre rassemble les conclusions que nous avons pu tirer et de possibles pistes à explorer dans le but d'améliorer la modélisation des réseaux trophiques. Un lexique ainsi que la table des figures sont mis à votre disposition à la fin du mémoire.

Chapitre 2

Les réseaux trophiques

2.1 Introduction aux réseaux trophiques

Le nom « réseau », comme déjà dit, représente un ensemble d'éléments et les relations qu'ils possèdent les uns avec les autres. Dans le domaine de la théorie des graphes, un réseau est considéré comme étant un graphe, c'est-à-dire un ensemble de nœuds (les éléments) et de liens (les relations). L'adjectif « trophique » quant à lui se réfère à tout ce qui concerne la nutrition. Un réseau trophique est donc utilisé pour désigner un ensemble de chaînes alimentaires qui se relient les unes aux autres.

Chaque maillon de la chaîne est appelé *niveau trophique* et regroupe plusieurs espèces selon leur régime alimentaire. Chaque relation unit sa proie (au sens large) à son prédateur, ce que l'on appelle une *relation trophique* (« qui mange qui »).

Le nombre d'individus appartenant à une espèce évolue principalement selon les relations que l'espèce possède avec ses prédateurs et ses proies. Par exemple, si le nombre de proies diminue fortement, l'espèce prédatrice peut être amenée à disparaître ; de même, si elle est l'unique proie d'un grand nombre de prédateurs, l'espèce proie sera fortement menacée.

D'un point de vue plus biologique, on définit un réseau trophique comme l'ensemble des relations trophiques présentes au sein d'une biocénose (« ensemble des êtres vivants coexistants dans un espace défini, le biotope » [45]). Parmi ces êtres vivants, on distingue trois catégories :

- (i) **Les producteurs primaires** : les végétaux autotrophes, c'est-à-dire qui fabriquent leur nourriture à partir de l'environnement.
- (ii) **Les consommateurs** : selon leur régime alimentaire, on les sépare en trois classes définies ci-dessous.
 - **Primaires** : les animaux qui se nourrissent des végétaux.
 - **Secondaires** : ceux qui se nourrissent des consommateurs primaires.
 - **Tertiaires** : ceux qui mangent les consommateurs secondaires.
- (iii) **Les décomposeurs** : essentiellement les bactéries et champignons, qui mangent et décomposent les déchets des producteurs et consommateurs.

Il faut noter que, la plupart du temps, un consommateur est omnivore et appartient donc à plusieurs niveaux trophiques. La FIGURE 2.1 illustre ici un exemple de chaîne alimentaire, où l'on retrouve les trois catégories d'espèces.

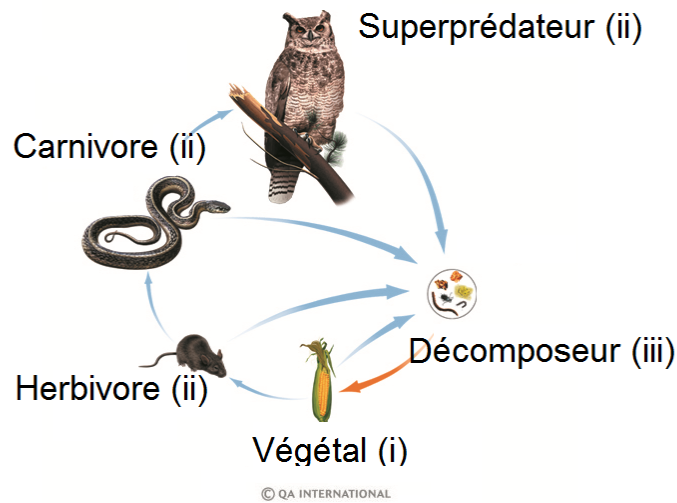


FIGURE 2.1: Exemple de chaîne alimentaire et des 3 catégories d'êtres vivants [41]
 (i) Producteurs primaires, (ii) Consommateurs, (iii) Décomposeurs

On peut également considérer l'environnement comme un niveau trophique, représentant l'ensemble des ressources abiotiques (ressources autres que les ressources végétales et animales). La qualité et la quantité de l'ensemble des ressources sont fonction d'importantes variables, telles que la chaleur, la lumière, l'apport d'eau,... Celles-ci jouent donc un rôle important dans l'étude des réseaux trophiques. En effet, prenons des exemples simples : l'apport de lumière contribue à la photosynthèse des végétaux (1^{er} niveau trophique), les périodes hivernales sans chaleur amènent la migration de certains oiseaux, etc. Ces variables dépendent bien sûr des caractéristiques climatologiques de la région où se situe le réseau trophique.

2.2 Les principales propriétés des réseaux trophiques

Nous présentons ici un bref résumé des principales propriétés des réseaux trophiques. Ces propriétés ont été déduites sur base d'observations de réseaux trophiques existants. Ceux auxquels nous nous sommes intéressés sont les suivants : *St. Martin Island* [16], *Ythan Estuary* [20], *Silwood Park* [27] et *Little Rock Lake* [24]. Le Chapitre 4 contient tous ces résultats expliqués en détails ainsi que la description des réseaux précités et les références utilisées. Pour une compréhension plus aisée, la lecture du Chapitre 3 vous est indispensable puisque les propriétés suivantes dépendent principalement de la théorie des graphes.

Une des premières propriétés des réseaux trophiques est leur relativement bonne **efficacité de transport**. En effet, on peut considérer les réseaux trophiques comme des réseaux de transport, où les biens transmis sont les ressources provenant de l'environnement et qui transitent à travers chaque niveau trophique. On entend par « bonne efficacité de transport » que les ressources sont facilement transmises à un grand nombre d'espèces, car depuis le nœud source qu'est l'environnement, la distance pour atteindre chaque espèce est relativement petite.

Une autre propriété est d'ailleurs que cette **distance moyenne** entre deux espèces prises au hasard dans l'écosystème dépend logarithmiquement du nombre d'espèces présentes dans celui-ci. Mais il a aussi été montré que cette distance est souvent inférieure ou égale à 3. Une conclusion générale est que cette distance, comme dit précédemment, est relativement faible dans les réseaux trophiques.

Une propriété clairement établie est que le nombre de niveaux trophiques n'excède jamais quatre, s'accordant plus ou moins avec le résultat concernant la distance moyenne. Cette propriété est expliquée par l'**hypothèse des flux d'énergie**, que l'on décrit de la façon suivante : l'énergie apportée par l'environnement étant transmise par fraction de niveau trophique en niveau trophique (et utilisée pour respirer, chasser ou simplement survivre), il n'y a plus de fraction disponible pour un nouveau niveau.

La propriété suivante concerne la **connectance** des réseaux trophiques. Elle représente le rapport entre le nombre de liaisons entre deux espèces observées dans le réseau entier et le nombre de liaisons possibles. Elle définit en principe le niveau de connection des espèces (si elles sont en liaison directe ou non). Les résultats concernant la valeur de la connectance ne s'accordent pas vraiment. On avance deux hypothèses : l'**hypothèse d'échelle du lien d'espèces** [34] qui considère que la connectance diminue lorsque le nombre d'espèces augmente et l'**hypothèse de connectance constante** [25] qui, comme son nom l'indique, considère que la connectance prend une valeur constante d'approximativement 0.1. Les résultats observés dans les différents réseaux se partagent entre ces deux hypothèses.

Le **coefficient de clustering** d'un réseau représente la fraction d'espèces en relation avec une même espèce et connectées entre elles. Pour simplifier, on peut considérer qu'il correspond au nombre de triplets d'espèces en relation sur le nombre de triplets possibles. En règle générale, ce coefficient prend une valeur plus élevée dans de réels réseaux que dans des réseaux aléatoires. Les exceptions observées dans les réseaux trophiques ont été expliquées par le petit nombre d'espèces qui les constituent.

Nous finissons par parler de la **distribution des degrés**. En théorie des graphes, on utilise le terme « degré » pour désigner le nombre de relations d'un élément. Dans le cas des réseaux trophiques, le nombre de relations qu'une espèce possède semble ne pas suivre de comportement déterminé. Il a cependant été montré que le comportement de ce nombre pourrait dépendre de la connectance du réseau : une connectance faible correspondrait à un comportement suivant une loi de puissance tandis qu'une connectance plus élevée se référerait à une loi exponentielle.

Chapitre 3

La théorie des graphes

Comme nous le disions dans le chapitre précédent, tout réseau trophique peut être vu comme un graphe et peut dès lors être étudié grâce à la théorie des graphes. Dans ce but précis, nous commencerons par définir les outils nécessaires, à savoir le vocabulaire et les définitions propres à la théorie des graphes. Nous pourrons alors mettre en évidence des propriétés déjà admises ou qui nécessitent encore d'être explorées.

On peut trouver différentes définitions et versions des outils qui vont suivre. Ceux présentés dans cette section sont principalement basés sur les références [6] et [8].

3.1 Définitions

Voici les principales définitions utiles à la compréhension de ce qui suivra :

- Un **graphe** est un objet mathématique composé d'un ensemble de nœuds connectés à l'aide d'un ensemble d'arêtes.
- Un graphe est **orienté** si les arêtes possèdent au moins un sens (que l'on représente par une flèche). Sinon, il est dit non orienté.
- Un graphe est **connexe** s'il existe au minimum un chemin (une suite ininterrompue de nœuds et d'arêtes) entre chaque paire de nœuds. Sinon, il est dit non connexe.
- Un graphe est **connexe minimal** s'il est connexe et qu'il n'existe aucun cycle (chaîne d'arêtes dont le nœud d'origine est le nœud d'arrivée) et aucun double lien (deux nœuds reliés par une seule arête de deux façons différentes).

Les définitions énoncées ci-dessus sont illustrées à la FIGURE 3.1, qui, comme toutes les figures de ce chapitre, a été réalisée à l'aide du logiciel *Gephi*.

3.2 Quantités

Il existe beaucoup de quantités référées à un graphe, mais les quatre qui nous seront les plus utiles sont celles-ci :

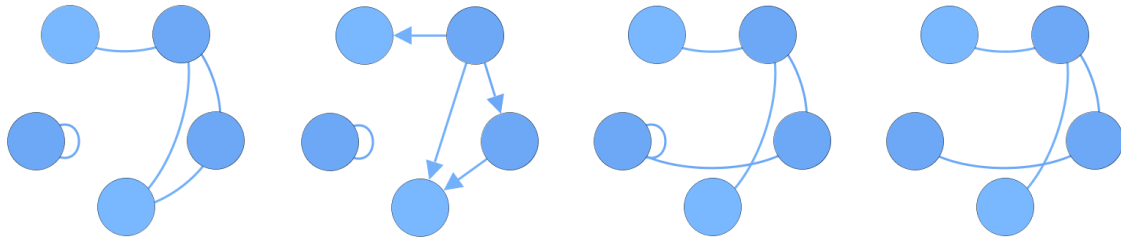


FIGURE 3.1: Exemples de graphes

De gauche à droite : graphe, graphe orienté, graphe connexe et graphe connexe minimal

- Le **degré** k d'un nœud est le nombre d'arêtes qui le connectent aux autres nœuds. Si le graphe est orienté, on définit le **degré entrant** k_{in} et le **degré sortant** k_{out} comme le nombre d'arêtes qui arrivent et partent du nœud respectivement. Dans ce cas, $k = k_{in} + k_{out}$. Un exemple est donné à la FIGURE 3.2.

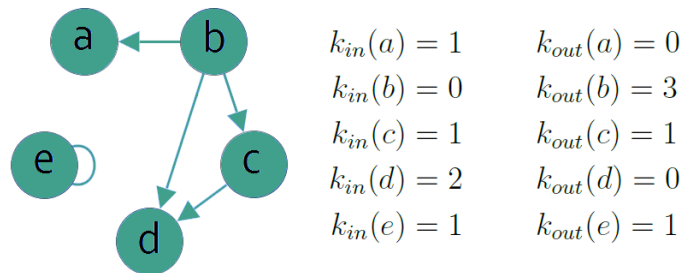


FIGURE 3.2: Degrés entrant et sortant des nœuds d'un graphe

- La **distance** d_{ij} entre deux nœuds i et j est le nombre minimal d'arêtes qui relient le nœud i au nœud j . Si le graphe est orienté, on doit tenir compte du sens des flèches pour parvenir d'un nœud à l'autre, comme illustré à la FIGURE 3.3. Les voisins d'un nœud sont les nœuds qui lui sont reliés par une seule arête.

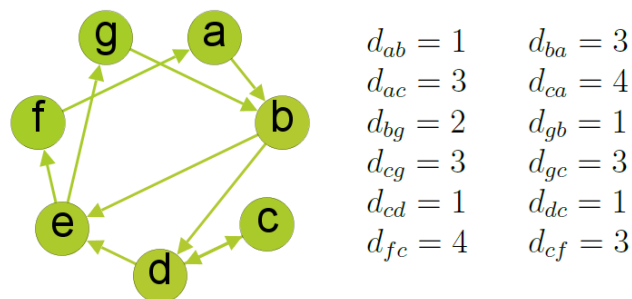


FIGURE 3.3: Distance entre les nœuds d'un graphe

- La **distance moyenne** D est le nombre moyen de liens nécessaires pour relier deux nœuds pris au hasard.

- Le **coefficient de clustering d'un nœud** i , $C_c(i)$, est la probabilité qu'un lien relie deux voisins de i . Autrement dit c'est le nombre de paires de voisins de i qui sont reliées sur le nombre de paires de voisins de i possibles, ce qui est illustré sur la FIGURE 3.4. Le **coefficient de clustering** C_c est la moyenne des coefficients de clustering de chaque nœud.

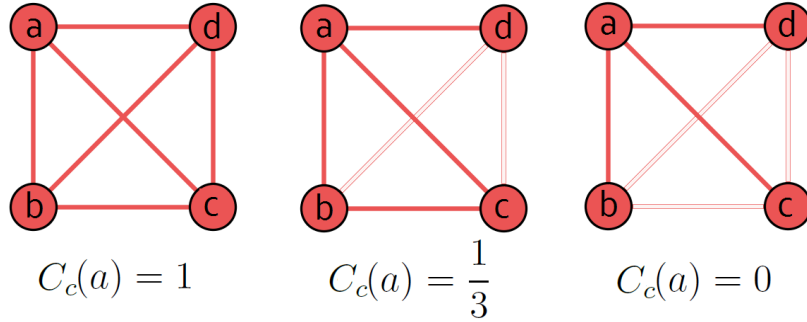


FIGURE 3.4: Coefficient de clustering

3.3 Disposition

Cette section introduit les concepts fondamentaux que nous utiliserons dans les prochains chapitres, qui concernent en particulier les arbres puisque c'est la principale forme que prennent les réseaux trophiques.

3.3.1 Les arbres

Les graphes qui nous intéressent en particulier sont les arbres. Un **arbre** est un graphe connexe et sans cycle¹. Si l'arbre est non orienté, de par sa connexité il existe toujours un chemin pour toute paire de nœuds. Par contre, s'il est orienté, il est possible qu'il n'existe pas de chemin entre certains nœuds. C'est pourquoi il nous faut redéfinir la notion de connexité : l'arbre est un graphe connexe dans le sens où, partant d'un nœud nommé *source*, on peut atteindre n'importe quel autre nœud en suivant l'orientation des arêtes.

Nous pouvons maintenant définir certains ensembles et quantités propres aux arbres.

- L'**ensemble** γ_i est l'ensemble des nœuds qui découlent du nœud i et le nœud i lui-même. Autrement dit, si on considère que le nœud *source* de l'arbre est d'ordre 1, que les nœuds qui lui sont directement reliés sont d'ordre 2 et ainsi de suite, γ_i est l'ensemble des nœuds en relation avec i , i inclus, et dont l'ordre est supérieur ou égal à celui de i . On écrit donc

$$\gamma_i = \{j \mid j \in \text{branche issue de } i\}.$$

- La **quantité** A_i représente l'aire, la dimension, engendrée par le nœud i . C'est le nombre de nœuds qui découlent du nœud i , i y compris, et on le note

$$A_i = \#\gamma_i.$$

1. Dans la littérature, on peut trouver une autre définition de ce qu'est un arbre. Notamment, un arbre est défini comme un graphe connexe, sans cycle et non orienté.

- La **quantité** C_i est la somme des quantités A_j , où l'indice j parcourt les nœuds de γ_i . Autrement dit,

$$C_i = \sum_{j \in \gamma_i} A_j.$$

Ces quantités sont illustrées à la FIGURE 3.5.

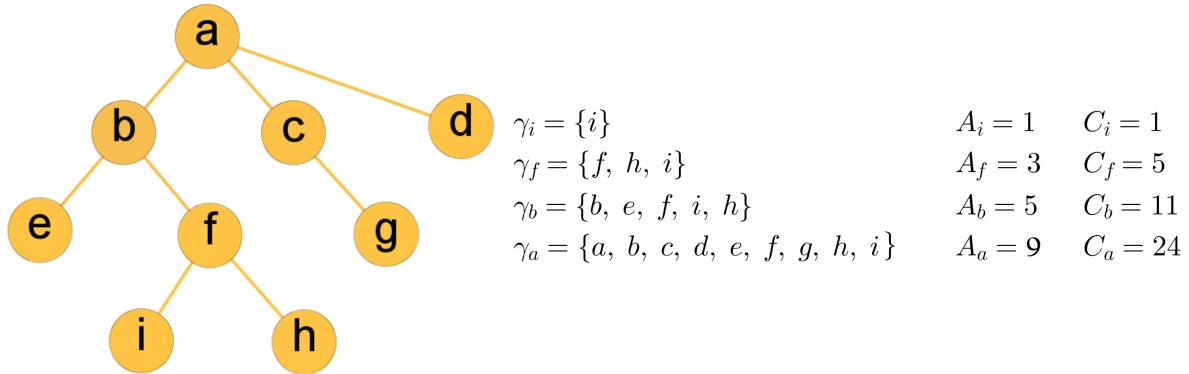


FIGURE 3.5: Exemple d'arbre
Ensembles γ et valeurs de A et C correspondant à certains nœuds

3.3.2 Les arbres couvrants

Parmi les arbres, il existe des arbres couvrants (FIGURE 3.6), que l'on définit grâce aux sous-graphes :

- Un **sous-graphe** d'un graphe G est un graphe entièrement contenu dans ce graphe G .
- Un **arbre couvrant** pour un graphe connexe G , est un sous-graphe de G qui contient tous ses nœuds et qui est un arbre.

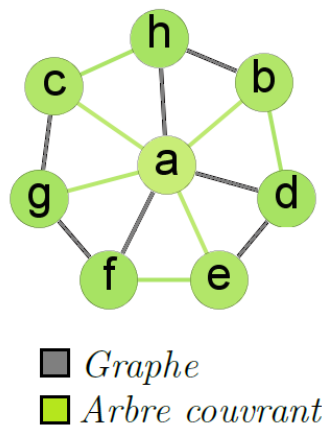


FIGURE 3.6: Graphe et un de ses arbres couvrants

Diverses méthodes existent pour passer d'un graphe à un de ses arbres couvrants. Celle utilisée dans le cas des réseaux trophiques est expliquée dans la SECTION 4.1.

Chapitre 4

Les propriétés des réseaux trophiques

Maintenant que nous avons défini les principales notions utilisées en théorie des graphes, nous nous intéressons aux propriétés et résultats qui en découlent. Après avoir donné une brève explication de ces propriétés, nous définirons lesquelles parmi celles-ci sont présentes dans les réseaux trophiques. Mais avant cela, introduisons quelques notations et conventions utiles.

Rappelons tout d'abord qu'un réseau trophique est un graphe orienté, dont chaque arête est dirigée d'une proie vers un prédateur. Les espèces partageant les mêmes proies et les mêmes prédateurs peuvent être rassemblées dans une même **espèce trophique** et n'être représentées que par un seul nœud dans le réseau. Dans ce cas, on dit que le réseau est **agrégé**.

Nous utiliserons les notations suivantes, qui décrivent principalement les propriétés écologiques d'un réseau trophique :

- S = le nombre de nœuds
- L = le nombre de liens
- B = fraction d'espèces de base \equiv fraction d'espèces sans proie
- I = fraction d'espèces intermédiaires \equiv fraction d'espèces avec proies et prédateurs
- T = fraction d'espèces supérieures \equiv fraction d'espèces sans prédateurs
- $\frac{B+I}{I+T}$ = rapport proies-prédateurs
- l = niveau trophique \equiv distance minimale du nœud à l'environnement

Notons que l'environnement appartient au premier niveau trophique et est une espèce de base. Nous pouvons également introduire une quantité qui n'a pas encore été définie et qui est propre aux réseaux trophiques : la *connectance*. Celle-ci représente le rapport entre le nombre observé de liaisons trophiques et le nombre théorique maximal. Elle possède en réalité deux expressions selon la nature des liaisons (FIGURE 4.1)¹ :

- Si les boucles et les liens réciproques sont possibles, on parle de **connectance dirigée**,

$$c_d = \frac{L}{S^2}$$

- Sinon, on parle de **connectance**,

$$c = \frac{2L}{S^2 - S} \approx \frac{2L}{S^2} = 2c_d$$

1. Les figures comme celle-ci, dont la source n'est pas citée, sont réalisées à l'aide du logiciel *Gephi*

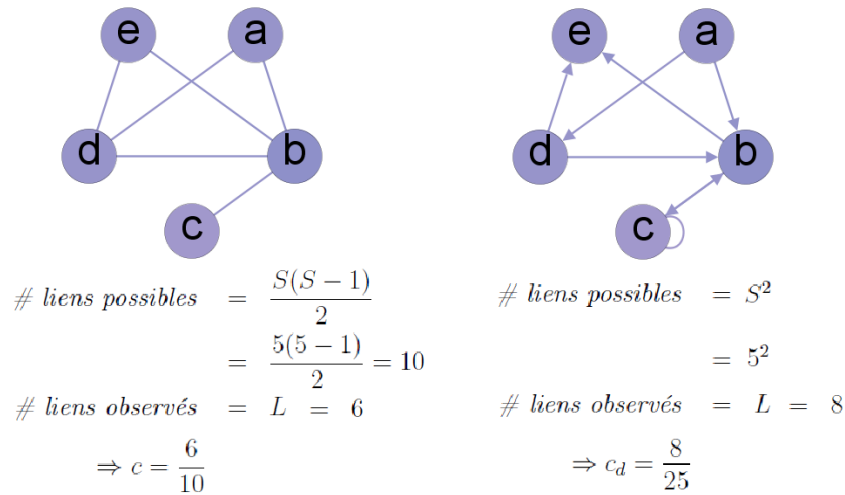


FIGURE 4.1: Calcul des connectances

4.1 Propriétés de transport

Un réseau de transport est un graphe composé d'un nœud source et d'un ensemble de nœuds à atteindre. Un exemple bien connu est celui du système vasculaire, dans lequel le sang est transporté du cœur (la source) vers les organes du corps (les nœuds à atteindre), créant ainsi un flot. Le problème inverse, à savoir un seul nœud à atteindre depuis plusieurs sources, est simplement obtenu en inversant le sens du flot. On peut citer dans ce cas l'exemple, fort étudié ces dernières années, des réseaux fluviaux² : les pluies sont récoltées en plusieurs sites et ensuite transférées via des canaux vers la rivière principale.

En écologie, chaque espèce d'un écosystème a besoin de ressources pour survivre. Elle obtient celles-ci en se nourrissant de proies ou en exploitant les ressources fournies par l'environnement. Dès lors, les réseaux trophiques peuvent être considérés comme des réseaux de transport, dans lesquels les ressources transitent à travers chaque niveau trophique. Cela est bien sûr possible grâce à la connexité et la directionnalité des réseaux trophiques (chaque espèce est atteignable depuis l'environnement et chaque lien est dirigé d'une proie/de l'environnement vers un prédateur). Ceci signifie, de plus, qu'on peut extraire de chaque réseau trophique un arbre couvrant.

Pour obtenir cet arbre couvrant, on commence par ordonner les espèces en niveaux trophiques l , sachant que l'environnement sera le niveau trophique 0, la source de l'arbre. On supprime ensuite tous les liens reliant une proie du niveau l à un prédateur d'un niveau égal ou inférieur à l . Certains cycles peuvent encore rester dans le cas où plusieurs espèces de niveau l sont des proies pour le même prédateur au niveau $l + 1$. Dans ce cas, on choisit aléatoirement un seul lien entrant pour chaque espèce, de sorte à obtenir effectivement un arbre couvrant. Ces étapes sont représentées sur la FIGURE 4.2.

2. Connus dans la littérature sous le nom de « river networks ».

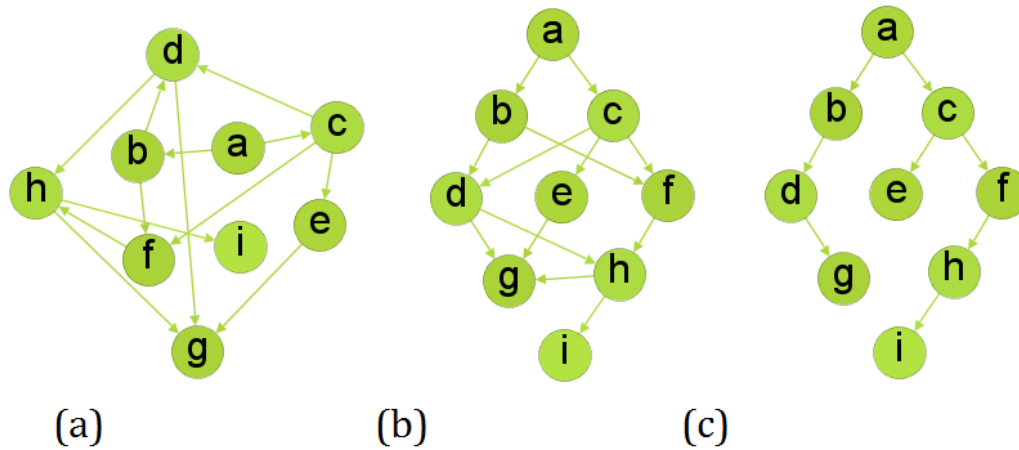


FIGURE 4.2: Obtention d'un arbre couvrant - (a) Graphe connexe et orienté initial (b) Représentation par niveaux (c) Arbre couvrant obtenu par la suppression de liens

4.1.1 Efficacité

L'efficacité d'un réseau concerne en réalité son efficacité à transporter les ressources. Le réseau peut en effet délivrer les ressources de façon plus ou moins efficace et peut alors modifier sa structure pour atteindre une configuration optimale pour le transport. Considérons par exemple deux cas extrêmes : le réseau en *étoile* et le réseau en *chaîne*, qui sont tous deux représentés par la FIGURE 4.3.

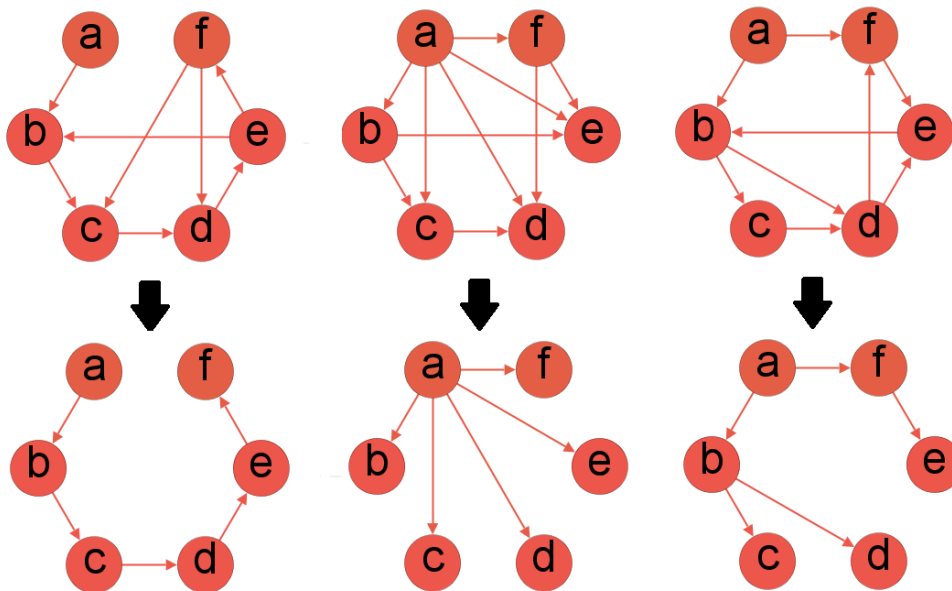


FIGURE 4.3: Graphes connexes au-dessus et un de leurs arbres couvrants en-dessous : (de gauche à droite) chaîne, étoile et cas intermédiaire [8], p. 107

Considérons que le nombre de nœuds à atteindre dans le réseau doublent. Dans le premier cas, la quantité de ressources que la source doit fournir doublera simplement, ce qui met en évidence un caractère linéaire. Dans le second cas, cette quantité sera beaucoup plus grande puisque, avant d'atteindre le nœud le plus éloigné de la source, le flot de ressources subira beaucoup de pertes à travers les nombreux liens qu'il a à traverser. La configuration en étoile est donc plus efficace que celle en chaîne.

En réalité, l'efficacité d'un réseau est déterminée par la configuration de son arbre couvrant, obtenu en minimisant la distance entre chaque nœud et la source, comme illustré par la FIGURE 4.3. La présence de liens additionnels n'affectent pas l'efficacité mais d'autres propriétés, telles que la stabilité lors d'enlèvements d'espèces du réseau. Par contre, chaque lien possède un *coût*, et ceci affecte clairement l'efficacité. Car plus les ressources ont de liens à parcourir, plus le "coût du transport" est élevé et donc moins le réseau est efficace. On peut d'ailleurs montrer que l'étoile et la chaîne sont respectivement le plus efficace et le moins efficace des réseaux de transport [4, 38].

En l'absence de contraintes géographiques pour le réseau, son arbre couvrant peut être en étoile, en chaîne, ou entre les deux. Le réseau atteint alors, comme nous l'avons précédemment dit, un état optimal lorsque sa configuration est l'étoile. Par contre, en présence de contraintes géographiques qui limitent les configurations possibles, le réseau ne peut souvent pas atteindre cet état et arrive à un nouvel état optimal, toujours en minimisant le chemin de la source à chacun de ses nœuds.

4.1.2 Relations allométriques

Nous nous intéressons ici aux relations allométriques d'un arbre. On entend par relations allométriques les relations quantitatives entre les caractéristiques clés des arbres et des caractéristiques plus difficile à évaluer. Rappelons-nous pour cela des quantités propres à un arbre que nous avons définies dans la SOUS-SECTION 3.3.1. Il s'agissait des quantités γ_i , A_i et C_i .

Dans le cas des réseaux de transport, le nombre A_i de nœuds appartenant à γ_i (la branche de racine i) est en général considéré comme la *quantité de ressources* qui arrive par l'unique lien entrant de i . Tandis que C_i , qui est la somme de ces quantités A_j pour tout nœud j appartenant à γ_i , est considéré comme le *coût de transport* en i .

En traçant C_i en fonction de A_i pour chaque nœud i du réseau, on obtient l'échelle allométrique [4, 38]

$$C(A) \propto A^\eta, \quad (4.1)$$

où l'exposant η définit l'efficacité du réseau. On remarque aisément que ce coefficient prend la valeur $\eta = 1$ dans une configuration en étoile, confirmant la relation linéaire entre le nombre de nœuds et la quantité de ressources à fournir. En effet, chaque branche γ_i possède l'unique nœud i à l'exception de la branche issue du nœud central 1 qui, elle, contient tous les nœuds.

Nous obtenons dès lors

$$C_i = \sum_{j \in \gamma_i} A_j = \begin{cases} \sum_{j \in \{i\}} A_j = A_i & i \neq 1, \\ \sum_{j \in \{1..S\}} A_j = S + (S-1) \times 1 = 2S - 1 = 2A_1 - 1 & i = 1. \end{cases}$$

Pour une configuration en chaîne, $\eta = 2$ s'accorde avec une moindre efficacité. Pour un arbre couvrant intégré dans un espace à d dimensions, le coefficient minimal [4, 38] (qui offre donc la meilleure efficacité) est donné par

$$\eta_d = \frac{d+1}{d}$$

Celui-ci prend la valeur minimale $\eta_\infty = 1$ pour une configuration en étoile et la valeur maximale $\eta_1 = 2$ pour une configuration en chaîne. Ceci nous confirme que ces deux configurations sont respectivement la plus et la moins efficace. La FIGURE 4.4 reprend les informations fournies ci-dessus.

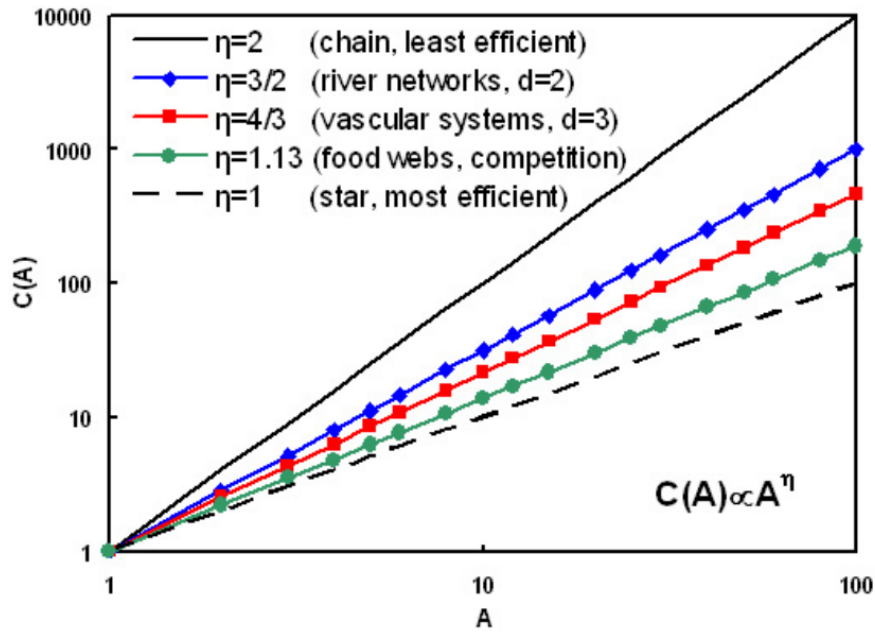


FIGURE 4.4: Relation à échelle logarithmique entre le coût de transport C et le nombre de nœuds A pour différents réseaux [14]

La relation allométrique 4.1 donne une propriété intéressante sur le réseau. En effet, le terme allométrique signifie qu'elle compare la croissance d'une partie du réseau avec sa croissance totale. La relation suivant une loi de puissance, on peut en déduire une propriété d'*auto-similarité* : la topologie d'une branche nous informe de la topologie de l'arbre entier. D'un point de vue écologique, ceci suggère que l'organisation du réseau entier est une reproduction de l'organisation locale à une autre échelle.

4.2 Résultats observés

Les résultats que nous présentons ici concernent les réseaux trophiques réels les plus présents dans la littérature³, dont les principaux sont *St. Martin Island* [16], *Ythan Estuary* [20], *Silwood Park* [27] et *Little Rock Lake* [24]. Ceux-ci proviennent principalement des articles [14], [6] et [13].

St. Martin Island

Commençons par un bref descriptif des réseaux cités ci-dessus [35]. L'île de Saint-Martin, située dans les Petites Antilles, possède un réseau trophique de 44 espèces. Il est le plus petit et également le moins présent dans la littérature en comparaison des trois autres réseaux présentés ici.

Ythan Estuary

L'estuaire d'Ythan est une partie du fleuve Ythan, situé en Ecosse. Son réseau trophique, comptant 134 espèces, possède donc un environnement entre terres et eaux douces. Celui-ci compte 88% de nœuds représentant de réelles espèces tandis que les nœuds restants regroupent plusieurs espèces d'êtres vivants (par exemple, les algues brunes et les acariens sont chacun regroupés dans de simples nœuds). Il est parmi les réseaux écologiques les plus étudiés dans la littérature.

Silwood Park

Le parc de Silwood, situé à Londres en Angleterre, offre un environnement terrestre au réseau trophique qui s'y trouve. On y compte au total 154 espèces dont 60 prédateurs, 66 parasites, 19 herbivores, cinq omnivores, trois bactéries pathogènes et une plante. Un grand nombre des nœuds de ce réseau sont de réelles espèces.

Little Rock Lake

Pour finir, le lac « Little Rock » est un petit lac du nord du Wisconsin, qui fournit donc un environnement d'eaux douces. Le réseau trophique qu'on y trouve compte 182 espèces et 93 dans sa version agrégée. Il est essentiellement composé de poissons, zooplanctons, macroinvertébrés et algues [42].

3. Les données peuvent varier d'une référence à l'autre selon les facteurs pris en compte : niveaux d'agrégation des espèces, saisons, ...

4.2.1 Efficacité de transport

La relation 4.1 a été tracée pour les quatre réseaux [6] et le résultat est illustré par la FIGURE 4.5. L'exposant η est tel que $1.11 \leq \eta \leq 1.25$, des valeurs proches de 1 qui révèlent une grande efficacité pour ces réseaux trophiques. On peut expliquer ceci par le fait que les réseaux trophiques n'ont pas de contraintes géographiques ($d \rightarrow \infty$).

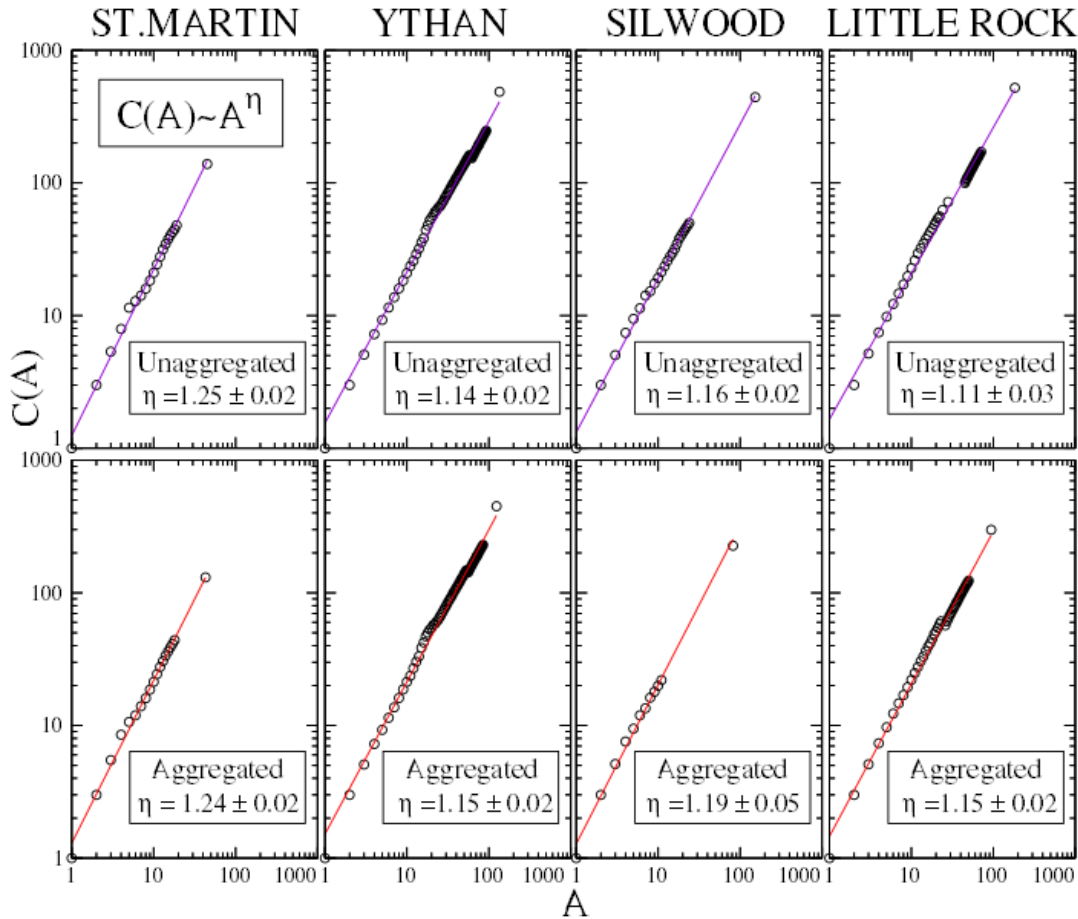


FIGURE 4.5: Relation allométrique pour quatre réseaux, dans leurs versions agrégées et non agrégées [6]

Nous remarquons que la valeur de η que présente le réseau de *St. Martin* est plus élevée que celles obtenues dans les trois autres réseaux. Une explication avancée pour cela serait la petite taille du réseau [6].

4.2.2 Propriétés écologiques

On entend par propriétés écologiques les propriétés environnementales, que nous avons, pour rappel, définies en début de chapitre. Nous étudierons de plus la connectance (c_d). Les chiffres étudiés sont repris dans la TABLE 4.1 pour les quatre réseaux trophiques cités plus tôt.

Réseau trophique		S	L	c_d	B	I	T	$\frac{B+I}{I+T}$	l_{max}
St.Martin Island	U.	44	224	0.11	0.14	0.70	0.16	0.97	4
	A.	42	211	0.12	0.14	0.72	0.14	1.00	4
Ythan Estuary	U.	134	597	0.03	0.04	0.57	0.39	0.64	4
	A.	123	576	0.04	0.04	0.57	0.39	0.64	4
Silwood Park	U.	154	365	0.01	0.12	0.11	0.77	0.27	3
	A.	82	215	0.03	0.23	0.17	0.60	0.52	3
Little Rock Lake	U.	182	2494	0.07	0.34	0.65	0.01	1.52	3
	A.	93	1046	0.12	0.13	0.86	0.01	1.14	3

TABLE 4.1: Propriétés écologiques de réseaux trophiques agrégés (A.) et non agrégés (U.), [6]

Intéressons-nous en premier à la connectance. Les premières analyses de réseaux trophiques suggèrent que le nombre moyen d'interactions par espèce est de deux (FIGURE 4.6), indépendamment du nombre d'espèces S dans le réseau ([10] et [30]).

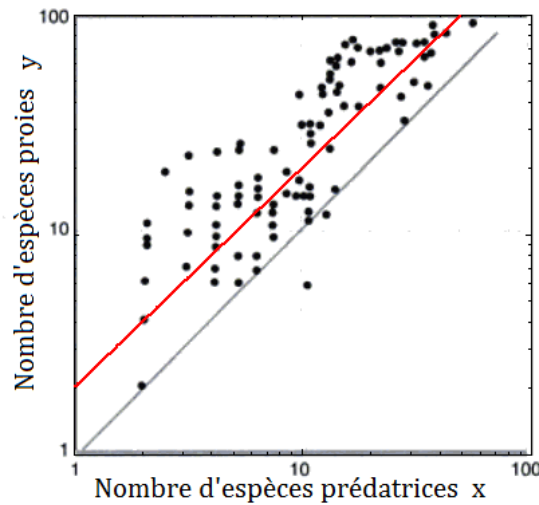


FIGURE 4.6: Nombre d'espèces proies y en fonction du nombre d'espèces prédatrices x à l'échelle logarithmique pour 92 réseaux trophiques d'invertébrés d'eau douce (Données de Jeffries et Lawton, 1985) [34] - En rouge, la fonction $y = 2x$

C'est ce que l'on appelle l'**hypothèse d'échelle du lien d'espèces** : lorsque le nombre d'espèces augmente, la connectance du réseau diminue.

$$S \nearrow \Rightarrow c_d = \underbrace{\left(\frac{L}{S}\right)}_{\approx 2} \frac{1}{S} \searrow.$$

En 1991, Martinez [25] remet en question cette hypothèse au profit d'une autre : l'**hypothèse de connectance constante**. Il observe que la connectance semble avoir la valeur constante

$c \approx 0.1$. Si cette hypothèse est vérifiée par plusieurs réseaux trophiques ([16] & [9]), elle ne l'est pas par d'autres : soit la valeur est plus élevée ($c \approx 0.3$; [36] et [32]), soit elle l'est moins ($0.02 \leq c \leq 0.06$; [25], [27], [17] et [20]). La TABLE 4.2 récapitule les résultats cités ci-dessus et leurs provenances.

Réseau trophique (référence)	S	c	C_c	D
Skipwith Pond (Warren 1982)	25	0.31	0.33	1.33
Coachella Valley (Polis 1991)	29	0.31	0.43	1.42
St Martin Island (Glodwater and Roughgarden 1993)	42	0.12	0.14	1.88
St Marks Seagrass (Christian and Luczkovich 1999)	48	0.10	0.14	2.04
Grassland (Martinez et al. 1999)	63	0.02	0.11	3.74
Silwood Park (Mommott et al. 2000)	81	0.03	0.12	3.11
Ythan Estuary 1 (Hall and Raffaelli 1991)	81	0.06	0.16	2.20
Little Rock Lake (Martinez 1991)	93	0.12	0.25	1.89
Ythan Estuary 2 (Huxham et al. 1996)	123	0.04	0.15	2.34

TABLE 4.2: Nombre d'espèces, connectance, coefficient de clustering et distance moyenne pour différent réseaux trophiques et leurs références, [14]

Est fourni dans la TABLE 4.1, en plus des propriétés écologiques, le nombre maximal de niveaux trophiques (l_{max}). On remarque que celui-ci ne dépasse pas 4, même quand il y a un grand nombre d'espèces. C'est la seule propriété qui semble clairement établie ([31], [21] et [11]). Une hypothèse avancée pour l'expliquer serait l'inefficacité des transformations d'énergie [34]. Pour expliquer ceci simplement, l'énergie apportée par l'environnement est transmise, par fraction, de niveau trophique en niveau trophique. Chaque niveau trophique dépense cette énergie pour respirer, chasser ou encore survivre. Il n'y a donc, après plusieurs niveaux, plus d'énergie disponible pour un niveau additionnel. Cette hypothèse est appelée **hypothèse des flux d'énergie** (Hutchinson 1959).

Concernant les quantités restantes, les propriétés d'invariance d'échelle ou, au contraire, de dépendance avec la taille du réseau ne sont pas déductibles et suscitent encore le débat ([24], [30]).

4.2.3 Coefficient de clustering

Dans les réseaux réels, le coefficient de clustering prend toujours une valeur supérieure à celle attendue d'un réseau aléatoire ([1], [37]). Mais dans les réseaux trophiques réels, sa valeur peut aussi bien être plus grande, comme illustré à la FIGURE 4.7 ([26] et [13]) que plus petite [13]. Dunne, Martinez et Williams [13], qui avaient étudié ce coefficient, sont arrivés à la conclusion que ce comportement était dû à la petite taille des réseaux trophiques. Ils ont en effet montré, sur base de plusieurs réseaux, que la fraction du coefficient observé sur le coefficient d'un réseau aléatoire augmentait plus ou moins linéairement avec la taille du réseau :

$$\frac{C_c^{\text{observé}}}{C_c^{\text{aléatoire}}} \propto S.$$

La taille des réseaux trophiques étant suffisamment petite, il arrive donc que cette fraction soit inférieure à 1. La TABLE 4.2 reprend également les valeurs du coefficient de clustering pour les réseaux présentés.

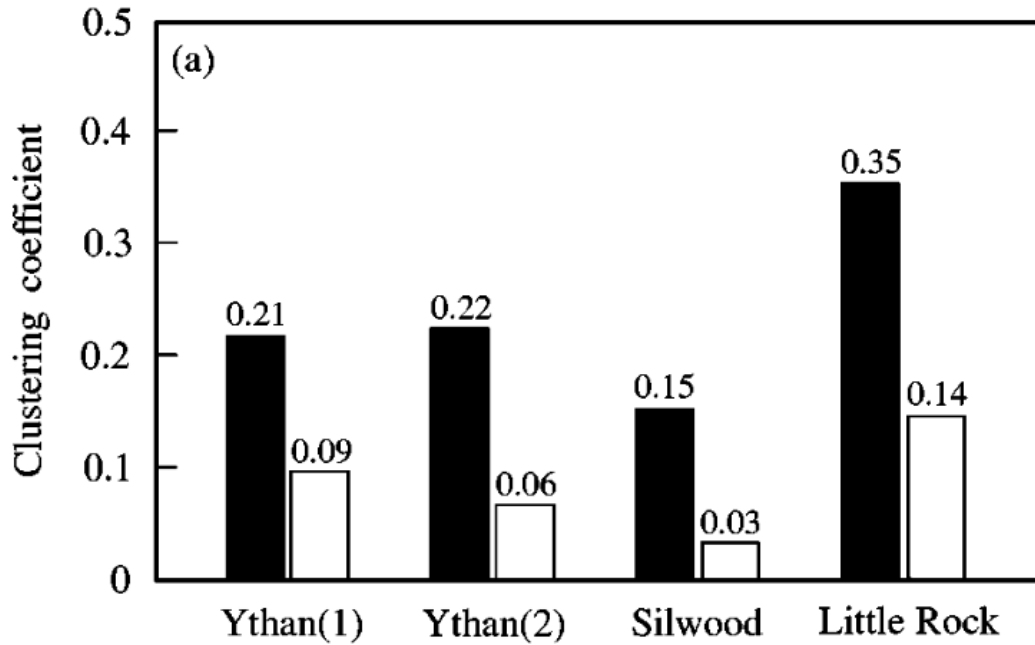


FIGURE 4.7: Coefficient de clustering des réseaux agrégés - Le réseau réel est représenté par la barre noire et son réseau aléatoire par la barre blanche [26]

4.2.4 Distance moyenne

Cette quantité, dans la plupart des réseaux réels étudiés [1], apparaît toujours petite et dépend de S de façon logarithmique :

$$D \propto \log S. \quad (4.2)$$

Concernant les réseaux trophiques, les valeurs de D , rapportées par Montoya et Solé [26] d'une part et par Willams (2002) d'autre part, vérifient toujours $D \leq 3$. Les réseaux trophiques dont ils ont tiré ces résultats étaient considérés comme non orientés, ce qui est plus intéressant puisque d'un point de vue écologique, c'est aux perturbations de réseaux qu'on s'intéresse et celles-ci s'opèrent dans les deux sens des liens.

On retrouve dans la TABLE 4.2 la distance moyenne des quatre réseaux trophiques choisis. Ces données, du fait de la petite taille des réseaux ($S < 150$), ne permettent pas de vérifier que D dépend logarithmiquement de S . Mais on peut retenir, en conclusion, que la distance moyenne prend toujours de faibles valeurs dans les réseaux trophiques.

4.2.5 Distribution $P(k)$ des degrés

La distribution $P(k)$ des degrés est la fraction de nœuds dans le graphe dont le degré est k . C'est probablement la propriété topologique la plus importante, car elle est celle qui caractérise le mieux un réseau.

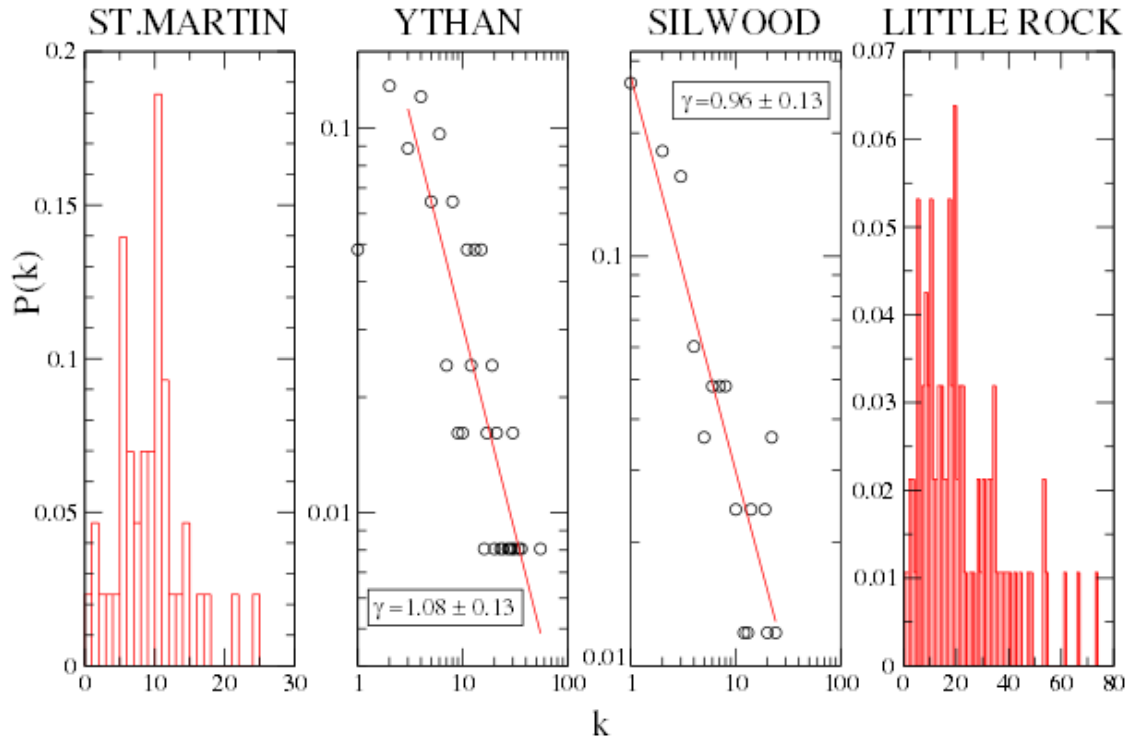
Dans la plupart des réseaux réels étudiés [1], la distribution des degrés suit une loi de puissance de la forme

$$P(k) \propto k^{-\gamma} \quad 2 \leq \gamma \leq 3.$$

Ces réseaux sont dits appartenir à la classe des *réseaux sans échelle*⁴. Parmi ceux-ci, on peut citer les réseaux sociaux (en particulier les réseaux de collaboration), de nombreux types de réseaux informatiques, certains réseaux financiers, les réseaux de transport aérien, le métabolisme cellulaire, le réseau de régulation des protéines, les collaborations de recherche et le « World Wide Web » [18].

Par contre, dans les réseaux trophiques, la distribution $P(k)$ présente un comportement plus irrégulier. Prenons, par exemple, les quatre réseaux trophiques présentés en début de section. Comme on peut le remarquer sur la FIGURE 4.8, la forme de $P(k)$ semble suivre une loi de puissance pour *Ythan Estuary* et *Silwood Park*. Montoya et Solé [26] suggèrent que ce sont des cas isolés et que la plupart des réseaux présentent une distribution de degrés plutôt irrégulière. Cependant, leur étude est basée sur la distribution $P(k)$ et non sur la distribution cumulée notée $P_{>}(k) \equiv \int_k^\infty P(k')dk'$. Ceci implique que leurs résultats ne peuvent pas être considérés comme concluants, puisque la taille des réseaux trophiques est relativement petite et tend à fausser les résultats.

4. Connus dans la littérature sous le nom de « scale-free networks ».

FIGURE 4.8: Distribution $P(k)$ des degrés pour les quatre réseaux trophiques étudiés [6]

Une autre analyse a été faite par Camacho, Guimerà et Amaral [7]. Celle-ci est basée sur les distributions cumulées $P_{>}^{in}(k^{in})$ et $P_{>}^{out}(k^{out})$ qui sont respectivement les distributions cumulées du degré entrant et du degré sortant des réseaux, dans le cas où ceux-ci sont dirigés. L'analyse montre que ces deux distributions ont des formes différentes, que l'on retrouve cependant dans plusieurs réseaux, et qu'aucune d'entre elles n'est invariante d'échelle (c'est-à-dire aucune d'entre elles ne suit une loi de puissance).

Dunne, Williams et Martinez [13] ont quant à eux étudié le comportement de $P_{>}(k)$ et montré que la forme de la distribution n'est pas universelle. Il semblerait, d'après eux, qu'elle dépende de la connectance du réseau : lorsque la connectance est faible, $P(k)$ a tendance à suivre une loi de puissance, tandis que lorsque la connectance augmente, $P(k)$ tend vers un comportement exponentiel. On remarque en effet sur la FIGURE 4.9, où les réseaux sont ordonnés de la plus petite connectance à la plus grande, que les deux premiers réseaux (dont les connectances sont donc les moins élevées) possèdent une distribution en loi de puissance, dont les exposants sont $\gamma = 1.71$ pour *Grassland* et $\gamma = 0.92$ pour *Scotch Broom*. Parmi les réseaux restants, six présentent une distribution en loi uniforme (généralement ceux avec une connectance plus élevée que les autres) et huit présentent une distribution exponentielle.

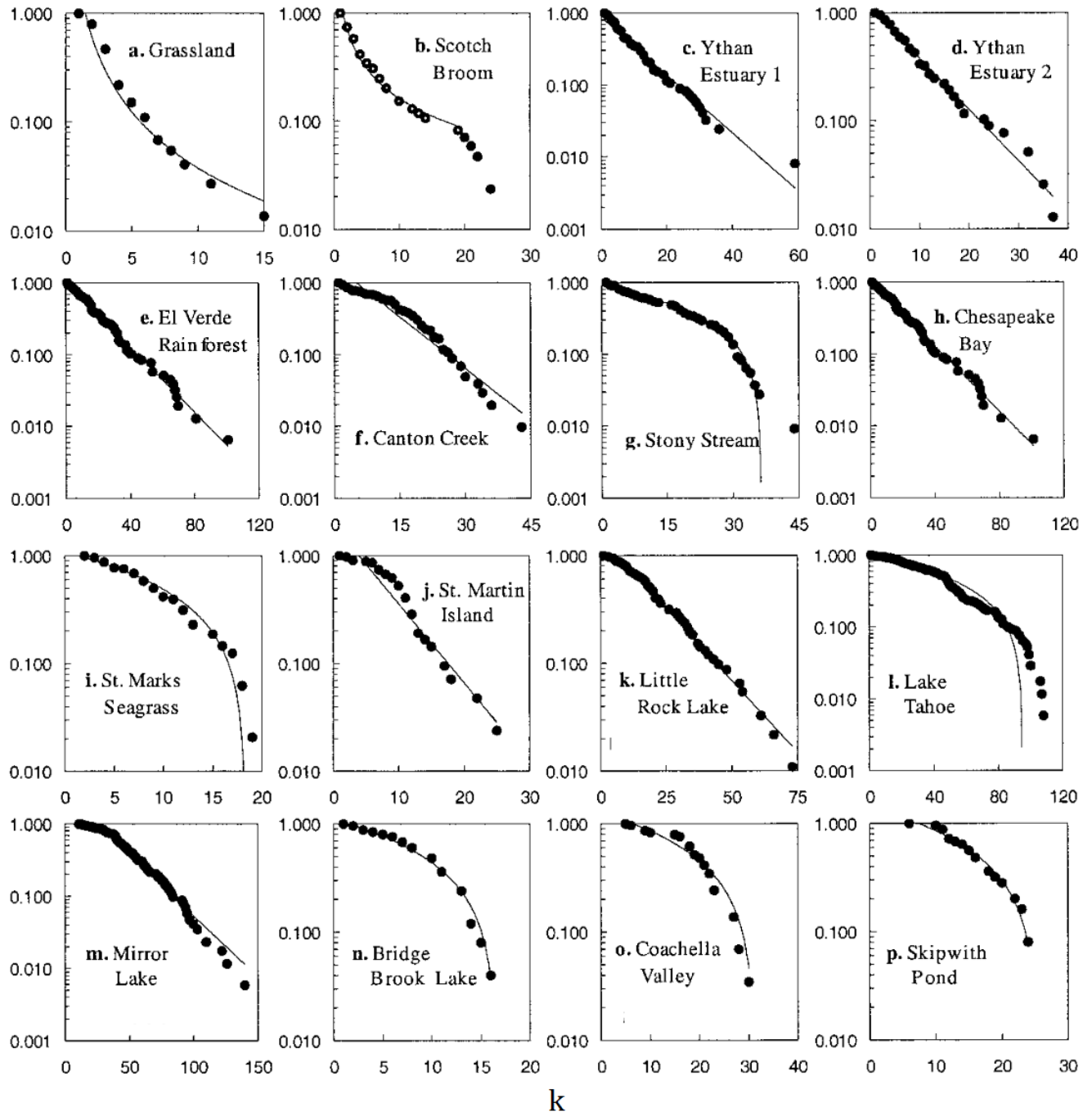


FIGURE 4.9: Distribution cumulée $P_{>}(k)$ des degrés à échelle logarithmique [13] - Les courbes convexes sont des lois de puissance, les droites, des exponentielles décroissantes et les courbes concaves des lois uniformes

4.3 Propriétés « Petit-Monde ».

Le phénomène du « Petit-monde » est l'hypothèse selon laquelle tout nœud est relié à chaque autre nœud, et ce par de courtes chaînes. Il est également connu sous le nom de « Paradoxe de Milgram » en raison de l'expérience que Milgram réalisa et des résultats inattendus qu'il obtint. En effet, l'expérience consistait à envoyer plusieurs lettres à des destinataires fixés et ce par l'intermédiaire de personnes susceptibles d'atteindre ces destinataires. L'expérience, réalisée dans le Nebraska, suggéra que deux personnes choisies au hasard parmi les citoyens américains sont reliées en moyenne par une chaîne de six relations (FIGURE 4.10), démontrant ainsi la notion de proximité d'où le terme « Petit-monde » (mais Milgram négligea de mentionner que seulement 5% des lettres atteignèrent leur cible). Parmi les réseaux possédant cette propriété, on peut citer les exemples suivants : les cartes routières, les réseaux électriques, les réseaux de neurones, les réseaux des électeurs et les réseaux d'influence sociale.

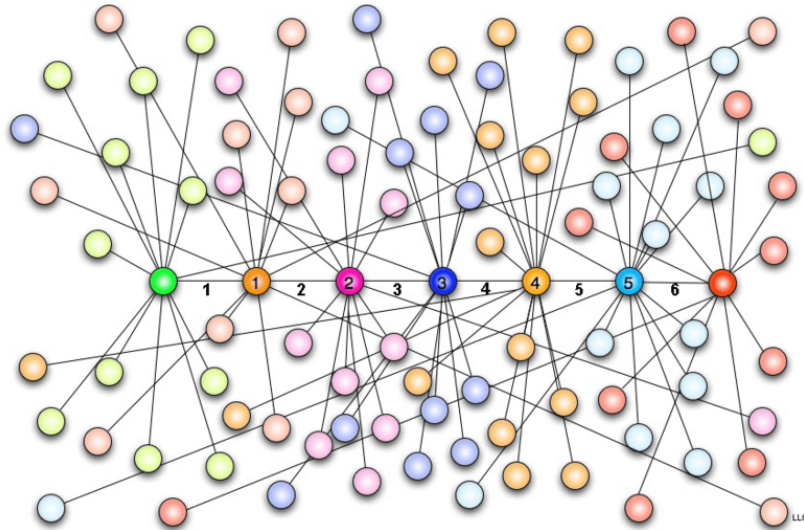


FIGURE 4.10: Exemple de réseau « Petit-Monde » : illustration des 6 degrés de séparation [46]

En réalité, on définit la propriété de petit-monde par une distance moyenne de la forme (4.2) et une grande valeur du coefficient de clustering C_c . Ceci signifie bien que chaque nœud est "proche" des autres et que les voisins de chaque nœud ont une grande probabilité d'être voisins les uns des autres. Ces caractéristiques ont été déduites par Watts et Strogatz (1998).

Étant donné le comportement variable du coefficient de clustering dont on a parlé précédemment, les réseaux trophiques ne présentent pas la propriété de « Petit-Monde ».

Chapitre 5

L'évolution des réseaux trophiques

Dans le troisième chapitre, nous avons surtout étudié les propriétés statiques des réseaux, sans tenir compte que ceux-ci évoluaient. Il semble maintenant nécessaire de s'attarder sur un modèle dans lequel la dynamique de population entre en jeu. Le modèle choisi est le « *Web-world model* », qui combine à la fois l'étude de la structure des réseaux trophiques et l'étude de l'évolution des populations en présence de deux événements : la spéciation et l'extinction. C'est ce modèle, d'abord introduit par Caldarelli en 1998 [5] et ensuite amélioré par Drossel, Higgs et McKane en 2001 [12], que nous avons choisi d'étudier. Ces derniers auteurs ont rassemblé leur travail dans l'article intitulé *The influence of Predator-Prey Population Dynamics on the Long-term Evolution of Food Web Structure* [12] et c'est sur celui-ci que nous nous sommes principalement appuyés.

L'étude et la compréhension de cet article ont été une réelle source de travail qui a demandé énormément d'investissement et de temps de notre part. L'article a, selon notre avis, été écrit de manière à expliciter les résultats obtenus et le modèle construit. Cependant, la compréhension de la construction du modèle est mise à rude épreuve car bon nombre de procédés sont sous-entendus et prêtent à confusion. Ce chapitre tente dès lors de décrire le fonctionnement du modèle tel que nous l'avons perçu et illustre le travail fourni dans le but de reproduire ce modèle et les résultats qui y sont associés.

5.1 Approche descriptive du *Webworld Model*

Le *Webworld model* travaille sur deux échelles de temps. La première est de type écologique et de l'ordre de la vie d'un individu. Elle correspond aux questions concernant la structure, la nature des interactions, etc. La seconde est de type évolutionnaire et correspond aux changements d'espèces qui apparaissent avec le processus de *spéciation* (introduction de nouvelles espèces) et celui d'*extinction* (disparition d'espèces). Les nouvelles espèces peuvent être ajoutées de manière stable ou être amenées à s'éteindre, soit à cause de la compétition existante avec d'autres espèces, soit à cause de l'extinction de proies potentielles.

Dans ce modèle, nous utiliserons la convention suivante : l'environnement correspond aux producteurs primaires (nœud 0), les espèces directement liées à l'environnement appartiennent au niveau trophique 1, les espèces dont au moins une proie appartient au niveau 1 sont de niveau 2, et ainsi de suite. Autrement dit, le niveau de l'espèce correspond à la longueur de la plus

petite chaîne alimentaire issue de l'environnement jusqu'à l'espèce elle-même.

5.1.1 Caractéristiques et matrice de scores

Ce modèle tente de faire un lien entre les propriétés des réseaux trophiques et les paramètres écologiques tels que le taux de ressources échangées, l'efficacité de transport de ces ressources, l'intensité de la compétition entre espèces pour ces mêmes ressources, etc. Il considère pour cela un ensemble de S espèces, chacune possédant un ensemble de L caractéristiques, aussi bien comportementales que morphologiques, et choisies parmi K caractéristiques possibles.

L'élément m_{ij} de la matrice m de dimension $K \times K$ représente la « force » de la caractéristique i face à la caractéristique j . Cette matrice est appelée *matrice des scores* et suit les hypothèses suivantes :

- Antisymétrie : $\forall i > j, m_{ji} = -m_{ij}$,
- Diagonale nulle : $\forall i, m_{ii} = 0$,
- Loi normale : $\forall i, j, m_{ij} \sim N(0, 1)$.

Le score S_{nm} de l'espèce n contre l'espèce m est calculé en comparant leurs caractéristiques et ce via la matrice de scores. On le définit de la façon suivante :

$$S_{nm} = \max \left\{ 0, \frac{1}{L} \sum_{i \in n} \sum_{j \in m} m_{ij} \right\}, \quad (5.1)$$

où on sous-entend que i appartient aux caractéristiques de n et j aux caractéristiques de m . Le score S_{nm} est donc soit positif soit nul, de plus si $S_{nm} > 0$, de par les précédentes hypothèses, $S_{mn} = 0$. Dans le premier cas, cela signifie que l'espèce n est adaptée en tant que prédateur de l'espèce m , dans le second, il n'y a pas d'interaction entre les deux espèces. L'environnement, comme nous l'avons précisé, est représenté par le nœud 0, et possède également k caractéristiques assignées aléatoirement. Si $S_{n0} > 0$, alors l'espèce n est un producteur primaire et se nourrit des ressources en fonction de ce score.

5.1.2 Transfert de ressources

Les ressources externes sont distribuées aux producteurs primaires à un taux constant R . Ces ressources sont de la nourriture potentielle, des proies, pour les prédateurs. C'est pourquoi nous choisissons d'utiliser les mêmes unités pour ces ressources et la population, de sorte que $N_n(t)$ désigne à la fois le nombre d'individus de l'espèce n au temps t et la quantité de ressources représentée par n à ce temps. On considère qu'une fraction λN_n de ressources de l'espèce n est disponible pour ses prédateurs, avec $\lambda < 1$. Ce facteur est connu comme le facteur d'efficacité écologique. Dans ce modèle, il prend la valeur de $\lambda = 0.1$, qui est une valeur acceptée par la plupart des écologistes (Pimm 1982).

5.1.3 Compétition entre espèces

La fraction de ressources que nous venons de définir va être distribuée entre les prédateurs de n selon les scores de ceux-ci. Plus le score d'un prédateur sera élevé face à n , mieux le

prédateur sera adapté et plus il recevra de ressources de cette espèce. Cette règle est également applicable dans le cas où $n = 0$, c'est-à-dire dans le cas où l'on parle des ressources provenant de l'environnement et non d'une espèce. Les espèces sont donc en compétition les unes avec les autres non seulement pour les ressources externes mais également pour les proies qu'elles ont en commun.

Cette observation est modélisée grâce à une fonction $g_{ij}(t)$, qui représente le taux auquel un individu de l'espèce i consomme des individus de l'espèce j au temps t . Cette fonction, primordiale dans la dynamique de population, est généralement appelée « réponse fonctionnelle » et peut prendre différentes formes selon les interactions entre espèces (pas de prédation, une seule proie par prédateur, plusieurs proies...). Nous décrirons chacune d'entre elles aux moments voulus.

5.2 Dynamique de population

Le but du *Webworld Model* est de développer un ensemble d'équations dynamiques de population qui serait suffisamment général pour convenir à toute structure de réseau trophique. Ce modèle ne se limite donc pas aux réseaux trophiques où ne sont présentes que deux ou trois espèces. Ce qui est particulièrement intéressant puisque, dans la plupart des écosystèmes, certaines espèces sont à la fois proie et prédatrice et en compétition avec plusieurs autres espèces.

5.2.1 L'équation dynamique

Le modèle suppose que la taille de la population de n'importe quelle espèce i , dénotée N_i , satisfait une équation de la forme :

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = -N_i(t) + \lambda \sum_j N_i g_{ij}(t) - \sum_j N_j g_{ji}(t). \quad (5.2)$$

Le premier terme du membre de droite représente le taux constant auquel les individus de l'espèce i s'éteignent en cas d'absence d'interactions avec d'autres espèces. Le second terme est le taux de prédation de l'espèce i sur d'autres espèces. Finalement, le dernier terme est la somme des taux de prédation de toutes les autres espèces sur l'espèce i . Quand il n'y a aucune relation de prédation entre deux espèces, le taux g_{ij} correspondant est nul. Pour les producteurs primaires, le second terme inclut un taux g_{i0} non nul, représentant la consommation des ressources externes.

Les auteurs ont décidé de ne définir qu'une seule et même équation quel que soit le statut de l'espèce (producteur primaire, herbivore, carnivore...), ce qu'ils justifient par le fait que les espèces peuvent changer leur position dans l'écosystème au cours de leur évolution. Ils ont également, par soucis de simplicité, considéré un taux d'extinction et une valeur de λ indifférents selon les espèces.

Cette équation étant non-linéaire, le système ne possède pas de solution analytique. Il est donc nécessaire d'utiliser un algorithme numérique, comme par exemple l'intégrateur Runge

Kutta. Etant donné que le modèle souhaite simuler l'évolution d'un grand nombre d'espèces sur une large période de temps, l'efficacité de l'algorithme est primordiale. Pour cette raison, les auteurs ont souhaité utiliser une version discrète de l'algorithme, ce qui accélère le temps de calcul. On utilise alors la version discrète de l'équation (5.2), qui est

$$N_i(t + \Delta t) = N_i(t) + \Delta t \left[-N_i(t) + \lambda \sum_j N_i g_{ij}(t) - \sum_j N_j g_{ji}(t) \right]. \quad (5.3)$$

Les équations (5.2) et (5.3) ne sont identiques que si Δt est très petit. Cependant, dans notre contexte, $\Delta t = 0.2$, bien qu'assez grand, permet d'avoir une toute aussi bonne estimation d'un écosystème que l'équation continue. Notons également que ces deux équations possèdent des points stationnaires identiques. Utiliser une version discrétisée ne pose donc aucun problème, que du contraire.

Notre intérêt peut maintenant se porter sur la réponse fonctionnelle et son impact dans la dynamique de population. Celle-ci peut prendre différentes formes selon le cas considéré. Celle utilisée par le modèle étant assez complexe, nous décrirons sa construction étape par étape.

5.2.2 Forme simplifiée de prédation

La première étape correspond à une forme simplifiée de la fonction : l'espèce i ne se nourrit que d'une espèce j . La réponse fonctionnelle prend la forme suivante

$$g_{ij}(t) = \frac{S_{ij} N_j(t)}{b N_j(t) + S_{ij} N_i(t)}. \quad (5.4)$$

C'est ce qu'on appelle une réponse fonctionnelle ratio-dépendante (comme l'ont suggéré Arditi et Ginzburg [3]) car g_{ij} peut s'écrire comme une fonction du rapport proies sur prédateurs (qui apparaît lorsqu'on divise le numérateur et le dénominateur par N_i) :

$$g_{ij} \left(\frac{N_j(t)}{N_i(t)} \right) = \frac{S_{ij} \frac{N_j(t)}{N_i(t)}}{b \frac{N_j(t)}{N_i(t)} + S_{ij}}.$$

Nous pouvons remarquer que lorsqu'il y a beaucoup de proies disponibles, c'est-à-dire lorsque $N_j \gg N_i$, nous obtenons $g_{ij} \approx S_{ij}/b$, signifiant que chaque prédateur se nourrit de sa proie à un taux constant et dépendant de son score face à celle-ci. À l'inverse, si les prédateurs sont plus nombreux que les proies, il y a compétition entre eux, limitant ce taux par la quantité disponible de proies. Dans ce cas, $g_{ij} \approx N_j/N_i$, ce que l'on appelle, par le terme anglais, une situation de **donor control** : le donneur contrôle la densité de population du prédateur, signifiant que les consommateurs ont peu ou pas d'effet sur le renouvellement de leurs ressources.

Attardons-nous sur l'équilibre atteint par une population régie par ce type de prédation. Considérons pour cela le cas d'un unique producteur primaire, c'est-à-dire, d'une seule espèce $i = 1$ se nourrissant des ressources $j = 0$. Rappelons que N_0 , la quantité de ressources, ne varie pas au cours du temps et est fixée à R/λ . Annulons l'équation (5.2) pour le cas d'un unique producteur primaire 1, en tenant compte que $g_{01}(t) = 0$ puisque l'environnement ne peut se

nourrir de l'espèce 1 :

$$\begin{aligned} -N_1(t) + \lambda \sum_j N_1 g_{1j}(t) - \sum_j N_j g_{j1}(t) &= 0, \\ \Leftrightarrow -N_1(t) + \lambda N_1 g_{10}(t) &= 0, \end{aligned}$$

nous obtenons alors que N_1 atteint son équilibre lorsque $\lambda g_{10} = 1$. Par l'équation (5.4) de la réponse fonctionnelle, nous obtenons que la population de l'espèce 1 à l'équilibre est

$$N_1 = \frac{(\lambda S_{10} - b)N_0}{S_{10}} \quad (5.5)$$

L'espèce 1 ne survivra que si $S_{10} > b/\lambda$, ce qui montre l'importance du paramètre b puisque celui-ci détermine le score minimum que l'espèce doit posséder face à l'environnement pour s'adapter et survivre. Si l'espèce est vraiment bien adaptée, c'est-à-dire si son score est élevé, N_1 tend vers R .

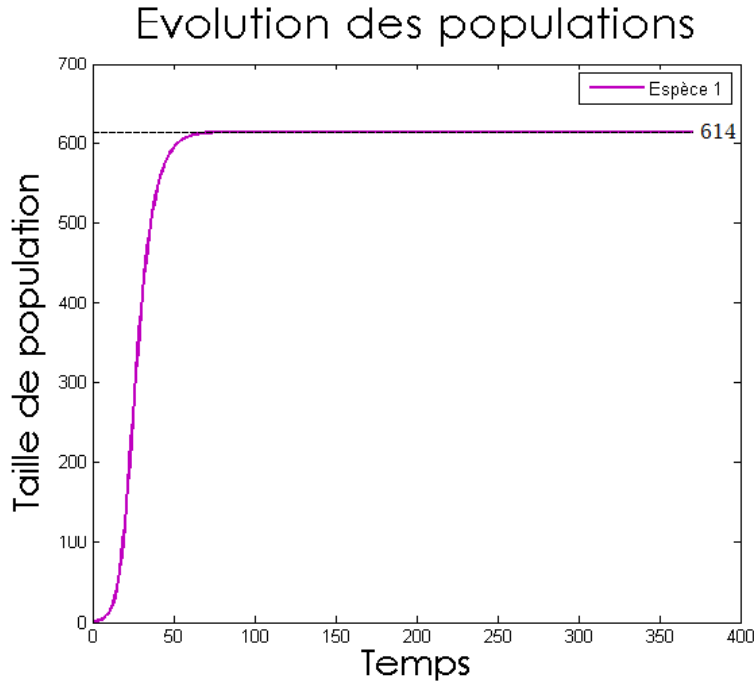


FIGURE 5.1: Evolution temporelle de la population d'un producteur primaire se nourrissant uniquement des ressources - Avec les ressources $R = 1000$ et le paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.05$

La FIGURE 5.1 illustre l'équilibre atteint par la population de l'espèce 1 : la taille de la population se stabilise aux environs de 614 individus. Connaissant le score $S_{10} = 1.2964$, nous pouvons aisément vérifier que l'équilibre donné par l'équation (5.5) est bien atteint :

$$N_1 = \frac{(0.1 \times 1.2964 - 0.05) \times 10000}{1.2964} = 614.31$$

La FIGURE 5.2 illustre l'équilibre atteint par la réponse fonctionnelle qui est bien $g_{10} = 1/\lambda$.

Evolution de la reponse fonctionnelle

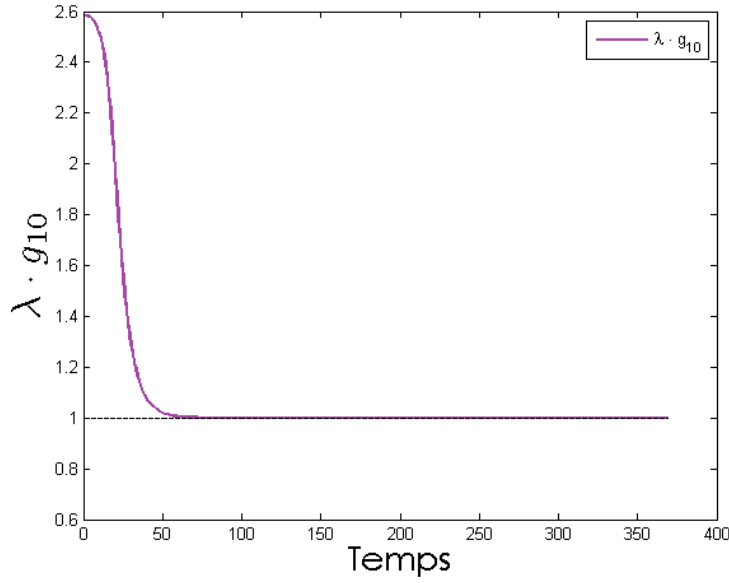


FIGURE 5.2: Evolution temporelle de la réponse fonctionnelle d'un producteur primaire se nourrissant uniquement des ressources - Avec les ressources $R = 1000$ et le paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.05$

5.2.3 Compétition entre espèces

La seconde étape consiste à considérer le cas où plusieurs espèces sont en compétition avec l'espèce i pour se nourrir de l'espèce j . On généralise alors l'équation (5.4) comme ceci :

$$g_{ij}(t) = \frac{S_{ij}N_j(t)}{bN_j(t) + \sum_k \alpha_{ki}S_{kj}N_k(t)} . \quad (5.6)$$

La compétition a été introduite via la somme, présente dans le dénominateur, se faisant sur toutes les espèces k prédatrices de j (i.e. telles que $S_{kj} > 0$), l'espèce i comprise. Nous avons également introduit le facteur α pour quantifier la compétition entre espèces. Il est tel que $\alpha_{ki} < 1$ si k et i sont différentes et $\alpha_{kk} = 1$ pour toute espèce k , signifiant que la compétition entre membres d'une même espèce est plus forte qu'entre les membres d'espèces différentes. Nous posons de plus que $\alpha_{ki} = \alpha_{ik}$. Pour nos simulations, nous supposons que l'intensité de la compétition dépend uniquement du degré de similarité entre espèces :

$$\alpha_{ij} = c + (1 - c)q_{ij} , \quad (5.7)$$

où c est une constante telle que $0 \leq c < 1$, et le facteur q_{ij} représente la fraction de caractères communs aux espèces i et j .

Considérons maintenant deux espèces en compétition pour les ressources. La réponse fonctionnelle (5.6) devient pour chaque espèce :

$$g_{10}(t) = \frac{S_{10}N_0(t)}{bN_0(t) + S_{10}N_1(t) + \alpha_{21}S_{20}N_2(t)} ,$$

$$g_{20}(t) = \frac{S_{20}N_0(t)}{bN_0(t) + S_{20}N_1(t) + \alpha_{12}S_{10}N_1(t)}.$$

Nous cherchons l'équilibre simultané des deux populations, $\frac{dN_i(t)}{dt}$ doit donc s'annuler pour $i = 1, 2$, en tenant compte que $g_{ji}(t) = 0$ pour $i, j = 1, 2$ car il n'y a pas d'interaction entre espèces :

$$\begin{aligned} -N_i(t) + \lambda \sum_j N_i g_{ij}(t) - \sum_j N_j g_{ji}(t) &= 0 \\ \Leftrightarrow -N_i(t) + \lambda N_i g_{i0}(t) &= 0 \end{aligned}$$

Nous obtenons donc les conditions suivantes : $\lambda g_{10}(t) = 1$ et $\lambda g_{20}(t) = 1$. En utilisant l'équation (5.6), nous obtenons :

$$\begin{aligned} \lambda S_{10}N_0(t) &= bN_0(t) + S_{10}N_1(t) + \alpha_{12}S_{20}N_2(t) \\ \Leftrightarrow N_1(t) &= \frac{N_0(t)(\lambda S_{10} - b) - \alpha_{12}S_{20}N_2(t)}{S_{10}}, \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} \lambda S_{20}N_0(t) &= bN_0(t) + S_{20}N_1(t) + \alpha_{12}S_{10}N_1(t) \\ \Leftrightarrow N_2(t) &= \frac{N_0(t)(\lambda S_{20} - b) - \alpha_{12}S_{10}N_1(t)}{S_{20}}. \end{aligned}$$

En regroupant ces équations, nous parvenons à :

$$\begin{aligned} N_1 &= \frac{N_0(\lambda S_{10} - b)}{S_{10}} - \frac{\alpha_{12}S_{20}(\lambda S_{20}N_0 - bN_0 - \alpha_{12}S_{10}N_1)}{S_{10}S_{20}} \\ \Leftrightarrow N_1(1 - \alpha_{12}^2) &= \frac{N_0(\lambda S_{10} - b) - \alpha_{12}S_{20}\lambda N_0 + \alpha_{12}bN_0}{S_{10}} \\ \Leftrightarrow N_1 &= \frac{N_0(\lambda(S_{10} - \alpha_{12}S_{20}) - b(1 - \alpha_{12}))}{S_{10}(1 - \alpha_{12}^2)} \end{aligned} \quad (5.8)$$

Et de manière similaire,

$$N_2 = \frac{N_0(\lambda(S_{20} - \alpha_{12}S_{10}) - b(1 - \alpha_{12}))}{S_{20}(1 - \alpha_{12}^2)} \quad (5.9)$$

Pour que les deux espèces coexistent les deux équations ci-dessus doivent être positives. Sachant que $N_0/(S_{i0}(1 - \alpha_{12}^2)) \geq 0$, la condition de coexistence s'écrit :

$$\begin{aligned} \lambda(S_{10} - \alpha_{12}S_{20}) - b(1 - \alpha_{12}) &> 0 \quad \text{et} \quad \lambda(S_{20} - \alpha_{12}S_{10}) - b(1 - \alpha_{12}) > 0 \\ \Leftrightarrow -S_{10} &< -\alpha_{12}S_{20} - b/\lambda(1 - \alpha_{12}) \quad \text{et} \quad S_{20} > \alpha_{12}S_{10} + b/\lambda(1 - \alpha_{12}) \\ \Leftrightarrow S_{20} - S_{10} &< S_{20} - \alpha_{12}S_{20} - b/\lambda(1 - \alpha_{12}) \quad \text{et} \quad S_{20} - S_{10} > \alpha_{12}S_{10} + b/\lambda(1 - \alpha_{12}) - S_{10} \\ \Leftrightarrow S_{20} - S_{10} &< (S_{20} - b/\lambda)(1 - \alpha_{12}) \quad \text{et} \quad S_{20} - S_{10} > (b/\lambda - S_{10})(1 - \alpha_{12}) \end{aligned}$$

Nous obtenons au final :

$$-(1 - \alpha_{12})(S_{10} - b/\lambda) < S_{20} - S_{10} < (1 - \alpha_{12})(S_{20} - b/\lambda). \quad (5.10)$$

Nous remarquons que l'intervalle dans lequel doit se situer la différence de scores pour qu'il y ait coexistence est proportionnel à $1 - \alpha_{12}$. En effet, si la compétition entre les deux espèces est réduite (si α_{12} est réduit) les espèces coexistent plus facilement, d'où un intervalle plus grand. Si $\alpha_{12} = 1$, l'intervalle est réduit à 0, seules les espèces avec un score identique coexistent.

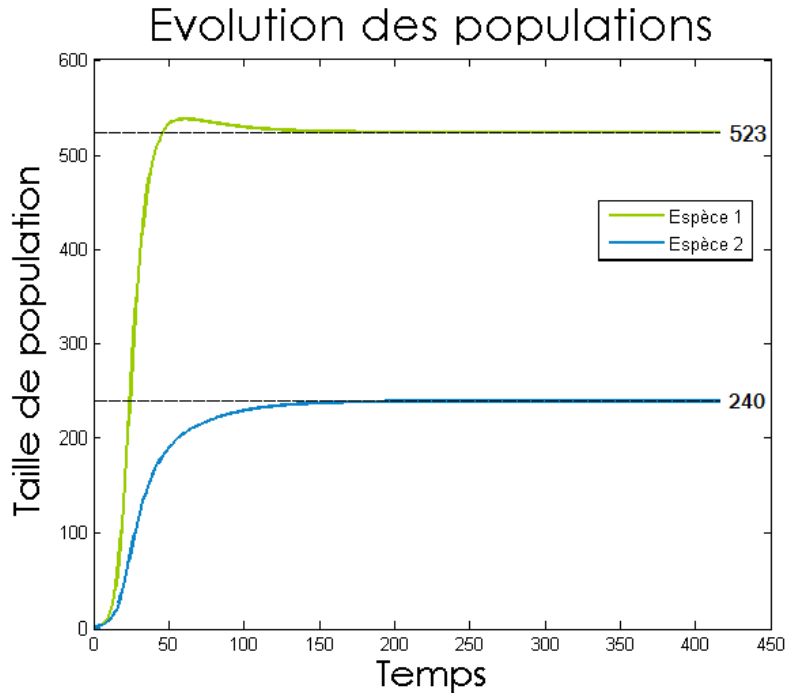


FIGURE 5.3: Evolution temporelle des populations de deux producteurs primaires se nourrissant uniquement des ressources - Avec les ressources $R = 1000$ et le paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.05$

La FIGURE 5.3 illustre les équilibres atteints par les populations 1 et 2 qui sont respectivement d'environ 523 et 240 individus. Les scores et les paramètres prennent les valeurs suivantes : $S_{10} = 1.3307$, $S_{20} = 1.1165$, $\alpha_{12} = 0.5$ et $b = 0.05$. Les équilibres atteints sont bien ceux définis par les équations (5.8) et (5.9) :

$$N_1 = \frac{10000 \times (0.1 \times (1.3307 - 0.5 \times 1.1165) - 0.05 \times (1 - 0.5))}{1.3307 \times (1 - 0.5^2)} = 523.48 ,$$

et

$$N_2 = \frac{10000 \times (0.1 \times (1.1165 - 0.5 \times 1.3307) - 0.05 \times (1 - 0.5))}{1.1165 \times (1 - 0.5^2)} = 240.21.$$

La FIGURE 5.4 valide quant à elle les équilibres atteints par les réponses fonctionnelles des deux espèces. On vérifie de plus que l'équation (5.10) est respectée puisque les deux espèces coexistent :

$$\begin{aligned}
 -(1 - \alpha_{12})(S_{10} - b/\lambda) &< S_{20} - S_{10} < (1 - \alpha_{12})(S_{20} - b/\lambda) \\
 \Leftrightarrow -(1 - 0.5)(1.3307 - 0.05/0.1) &< 1.1165 - 1.3307 < (1 - 0.5)(1.1165 - 0.05/0.1) \\
 \Leftrightarrow -0.4153 &< -0.2142 < 0.3082.
 \end{aligned}$$

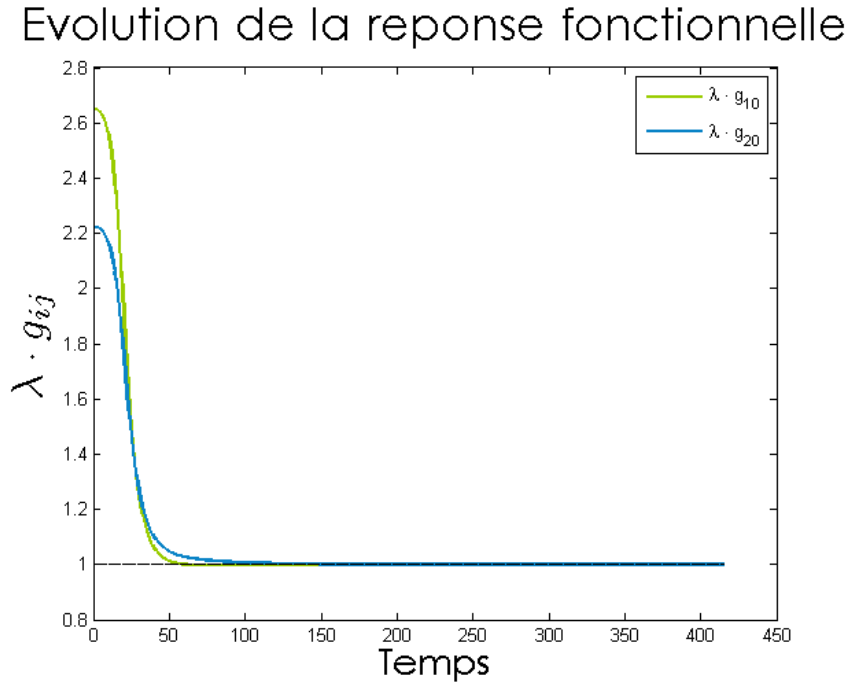


FIGURE 5.4: Evolution temporelle des réponses fonctionnelles de deux producteurs primaires se nourrissant uniquement des ressources - Avec les ressources $R = 1000$ et le paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.05$

5.2.4 Ajout des efforts à la compétition

Considérons maintenant le cas où des prédateurs peuvent avoir plus d'une proie. La réponse fonctionnelle est la suivante :

$$g_{ij}(t) = \frac{S_{ij}f_{ij}N_j(t)}{bN_j(t) + \sum_k \alpha_{ki}S_{kj}f_{kj}(t)N_k(t)} . \quad (5.11)$$

Cette équation est la forme générale utilisée dans le *Webworld Model*. Elle varie de l'équation (5.6) par l'introduction du facteur f_{ij} qui est la fraction d'efforts que l'espèce i fournit pour la prédation de l'espèce j . Ces efforts doivent satisfaire $\sum_i f_{ij} = 1 \forall i$. Nous supposons de plus que le gain par unité d'effort g_{ij}/f_{ij} est le même pour toutes les proies j . Ce choix mène à la condition :

$$f_{ij}(t) = \frac{g_{ij}(t)}{\sum_k g_{ik}(t)} \quad (5.12)$$

La réponse fonctionnelle est donc donnée de manière implicite puisque les équations (5.11) et (5.12) sont maintenant dépendantes l'une de l'autre.

Ce choix, qui implique un calcul plus complexe de la réponse, a été posé pour plusieurs raisons que nous allons développer ci-dessous.

Prenons le cas d'un unique prédateur $i = 3$ et de deux proies $j = 1$ et $j = 2$ avec des populations N_1 et N_2 respectivement. Nous déduisons de l'équation (5.11) :

$$g_{ij}(t) = \frac{S_{ij}f_{ij}(t)N_j(t)}{bN_j(t) + S_{ij}f_{ij}(t)N_i(t)} . \quad (5.13)$$

Dans le cas particulier où les proies sont équivalentes face au prédateur ($S_{31} = S_{32}$), la dynamique de N_3 , la population du prédateur, doit être identique au cas où il n'y aurait qu'une proie de population $N_1 + N_2$. Comme les proies sont équivalentes, le prédateur pose ses efforts de façon à ce qu'ils soient proportionnels aux tailles de population, pour satisfaire la condition $\sum_i f_{ij} = 1 \forall i$:

$$f_{31} = \frac{N_1}{N_1 + N_2} \quad \text{et} \quad f_{32} = \frac{N_2}{N_1 + N_2} .$$

De l'équation (5.13), nous obtenons :

$$g_{31} = \frac{S_{31} \frac{N_1 N_1}{N_1 + N_2}}{bN_1 + S_{31} \frac{N_1 N_3}{N_1 + N_2}} \quad \text{et} \quad g_{32} = \frac{S_{32} \frac{N_2 N_2}{N_1 + N_2}}{bN_2 + S_{32} \frac{N_2 N_3}{N_1 + N_2}} .$$

Et en additionnant ces deux dernières équations, l'apport total au prédateur devient :

$$\begin{aligned}
 g_{31} + g_{32} &= \frac{S_{31}N_1^2}{bN_1(N_1 + N_2) + S_{31}N_1N_3} + \frac{S_{31}N_2^2}{bN_2(N_1 + N_2) + S_{31}N_2N_3} \\
 &= \frac{S_{31}N_1}{b(N_1 + N_2) + S_{31}N_3} + \frac{S_{31}N_2}{b(N_1 + N_2) + S_{31}N_3} \\
 &= \frac{S_{31}(N_1 + N_2)}{b(N_1 + N_2) + S_{31}N_3}
 \end{aligned}$$

qui correspond à ce qu'apporterait une unique espèce de population $N_1 + N_2$. Si les efforts n'avaient pas été introduits, nous aurions obtenu un résultat différent. Cette condition dite « de bon sens », soulignée par Arditi et Michalski (1995) et par Berryman (1995) (AJOUTER REFERENCES!!!) doit évidemment être respectée. Ce qui nous donne une première bonne raison d'introduire les efforts dans le calcul de la réponse fonctionnelle.

Considérons ensuite deux prédateurs i et l identiques ($S_{ij} = S_{lj}$ et $\alpha_{ij} = \alpha_{lj} \forall j$, et $\alpha_{il} = 1$). Reprenons l'équation (5.11) pour les deux prédateurs :

$$\begin{aligned}
 g_{ij} &= \frac{S_{ij}f_{ij}N_j}{bN_j + \sum_k \alpha_{ki}S_{kj}f_{kj}N_k} \quad \text{et} \quad g_{lj} = \frac{S_{lj}f_{lj}N_j}{bN_j + \sum_k \alpha_{kl}S_{kj}f_{kj}N_k} \\
 \Leftrightarrow g_{ij} &= \frac{S_{ij}f_{ij}N_j}{bN_j + S_{lj}f_{lj}N_l + \sum_{k \neq l} \alpha_{ki}S_{kj}f_{kj}N_k} \quad \text{et} \quad g_{lj} = \frac{S_{lj}f_{lj}N_j}{bN_j + S_{ij}f_{ij}N_i + \sum_{k \neq i} \alpha_{kl}S_{kj}f_{kj}N_k}
 \end{aligned}$$

En multipliant ces deux équations par N_i et N_l respectivement et en les additionnant, nous obtenons l'effet combiné des deux prédateurs sur la proie j :

$$N_i g_{ij} + N_l g_{lj} = \frac{S_{ij}N_j(N_i f_{ij} + N_l f_{lj})}{bN_j + S_{ij}(N_i f_{ij} + N_l f_{lj}) + \sum_{k \neq l, i} \alpha_{ki}f_{kj}S_{kj}N_k},$$

qui est précisément l'effet que produirait un seul prédateur de population $N_i + N_l$ et d'effort $(N_i f_{ij} + N_l f_{lj})/(N_i + N_l)$. C'est ce qu'on appelle l'« invariance sous l'aggrégation d'espèces identiques » et c'est la deuxième raison valable pour introduire les f_{ij} .

Il existe une raison supplémentaire. Si nous utilisons l'équation (5.4), l'effet d'un prédateur sur sa proie serait important dans le cas où sa population serait bien plus grande que celle de sa proie puisque, pour rappel, le taux de diminution d'une proie j causé par un prédateur i est $N_i g_{ij}$. Quand une nouvelle espèce évolue, elle commence toujours avec une faible population. Généralement, il existe une espèce qui peut être prédatrice de la nouvelle espèce et dont la population est relativement grande puisqu'elle se nourrit déjà d'autres proies dans l'écosystème. Donc, la nouvelle espèce est soumise à un énorme taux de prédation et subit son extinction presque aussitôt qu'elle est introduite dans l'écosystème, et ce même si elle est mieux adaptée que les autres proies. Nous serions donc face à un écosystème incapable d'évoluer. L'introduction des efforts va résoudre ce problème : la prédation sera proportionnelle à la population de l'espèce proie, le prédateur n'investira donc que peu d'efforts dans la prédation d'une nouvelle espèce.

5.3 Stratégie évolutivement stable

Introduisons pour commencer un bref rappel de ce qu'est la théorie des jeux et son lien avec les mécanismes de l'évolution [28].

La théorie des jeux suppose l'existence de règles contrôlant un jeu et de joueurs cherchant à maximiser leur propre gain. Ces règles déterminent le gain de chaque individu en fonction de ses actions et de celles des autres joueurs. L'ensemble des décisions d'un joueur constitue sa *stratégie* et celle-ci est déterminée en fonction des actions prévisibles des autres joueurs et des règles du jeu.

En comparant cette formalisation aux mécanismes de l'évolution, on remarque des vraisemblances. Les caractères génétiques sont reproduits par les individus et, parmi eux, ceux qui sont les mieux reproduits se répandent de génération en génération. Plus un caractère est répandu, plus sa valeur, son gain (ou *fitness*) est élevé. Considérant que chaque caractère est une décision de jeu, puisqu'il est déterminé à la conception de l'individu et ne se modifie plus, un génotype constitue bien une stratégie.

La notion de **stratégie évolutivement stable** (en abrégé : **ESS**) est introduite en 1973 par John Maynard Smith et George R. Price dans le but d'expliquer l'évolution des comportements sociaux. Une stratégie évolutivement stable est un cas particulier d'équilibre de Nash dans lequel plusieurs stratégies pratiquées par une grande population peuvent coexister. En d'autres mots, une stratégie s^* est une **ESS** si, lorsqu'elle a été adoptée par toute la population, aucune stratégie déviante ne peut la surpasser et envahir la population.

Pour déterminer si une stratégie est évolutivement stable, on s'intéresse aux profits qu'elle et sa stratégie déviante engendrent. En appelant $G_{u,v}$ le gain apporté par la stratégie u face à la stratégie v , nous obtenons que :

$$s^* \text{ est une ESS si, } \forall s \neq s^*, \\ G(s, s^*) < G(s^*, s^*) \text{ ou } G(s, s^*) = G(s^*, s^*) \text{ et } G(s^*, s) > G(s, s). \quad (5.14)$$

5.3.1 Application

Sachant maintenant ce qu'est une stratégie évolutivement stable, nous pouvons nous assurer que les efforts f_{ij} tels que nous les avons définis (à savoir tels que le gain par unité d'effort soit égal pour chaque proie j) amènent bien à une **ESS**. Pour construire cette sous-section, nous nous sommes basés sur l'annexe de l'article [12].

Considérons une espèce prédatrice i et déterminons l'effort f_i qui correspond à la condition **ESS**. La population de l'espèce i se sépare en deux parties : une majorité $N_i - n_i$ dont la stratégie s^* est définie par les efforts f_{ij} et une minorité n_i dont la stratégie s est définie par les efforts h_{ij} . Pour déterminer à quelle condition la minorité envahirait la population, nous nous basons sur les arguments de la théorie des jeux et calculons donc le profit de chaque stratégie avant de vérifier la première condition donnée dans (5.14).

Dans notre cas, le profit d'une stratégie se définit par le total de gain en termes de ressources provenant des proies. Le profit de la stratégie s^* en l'absence de la minorité est

$$G(s^*, s^*) = \sum_j \frac{S_{ij} f_{ij} N_j}{S_{ij} f_{ij} N_i + K_{ij}}, \quad (5.15)$$

où le terme K_{ij} est l'ensemble des termes du dénominateur de la fonction de l'équation (??) qui ne dépendent pas des efforts de l'espèce i :

$$K_{ij} = bN_j + \sum_{k \neq i} \alpha_{ki} S_{kj} f_{kj} N_k. \quad (5.16)$$

Le profit de la stratégie s en présence de la majorité est

$$G(s, s^*) = \sum_j \frac{S_{ij} h_{ij} N_j}{S_{ij} f_{ij} (N_i - n_i) + S_{ij} h_{ij} n_i + K_{ij}}. \quad (5.17)$$

On pose $n_i = 0$ dans l'équation (5.17) pour obtenir le profit de la stratégie minoritaire lorsque celle-ci est rare, ie. lorsque $n_i \ll N_i$. De même, le profit de la stratégie dominante en présence d'une très faible minorité se réduit à l'équation (5.15).

La différence de profit entre les deux stratégies est donnée par

$$\begin{aligned} G(s, s^*) - G(s^*, s^*) &= \left(\sum_j \frac{S_{ij} h_{ij} N_j}{S_{ij} f_{ij} (N_i - n_i) + S_{ij} h_{ij} n_i + K_{ij}} \right)_{(n_i=0)} - \sum_j \frac{S_{ij} f_{ij} N_j}{S_{ij} f_{ij} N_i + K_{ij}}, \\ &= \sum_j \frac{S_{ij} N_j (h_{ij} - f_{ij})}{S_{ij} f_{ij} N_i + K_{ij}}, \\ &= \sum_j (h_{ij} - f_{ij}) \frac{g_{ij}}{f_{ij}}, \end{aligned}$$

où g_{ij}/f_{ij} est le gain par unité d'effort de l'espèce i sur l'espèce j pour la stratégie dominante. En accord avec (5.14), cette différence doit être positive pour que la stratégie minoritaire l'emporte sur la stratégie dominante.

Supposons ensuite que la stratégie d'invasion diffère de la stratégie dominante pour deux espèces proies k et l de la façon suivante :

$$h_{ik} = f_{ik} + \Delta f \quad (5.18)$$

$$h_{il} = f_{il} + \Delta f \quad (5.19)$$

$$h_{ij} = f_{ij} \text{ pour toute autre proie } j. \quad (5.20)$$

Dans ce cas,

$$G(s, s^*) - G(s^*, s^*) = \Delta f \left(\frac{g_{ik}}{f_{ik}} - \frac{g_{il}}{f_{il}} \right). \quad (5.21)$$

Il existe plusieurs cas pour lesquels la différence de profit sera positive et permettra à la stratégie d'invasion de l'emporter sur la stratégie dominante. Soit le gain par unité d'effort pour la proie

k est supérieur à celui pour la proie l et Δf est positif, soit c'est l'inverse et Δf est négatif. Si le gain par unité d'effort est le même pour les deux proies, c'est qu'aucune des stratégies n'est plus profitable qu'une autre. Ceci est valable pour n'importe quelle paire d'espèces proies (k, l) . Il s'ensuit que la **ESS** est la stratégie pour laquelle le gain par unité d'effort g_{ij}/f_{ij} est égal pour toutes les proies j , ce qui correspond bien à la stratégie s^* .

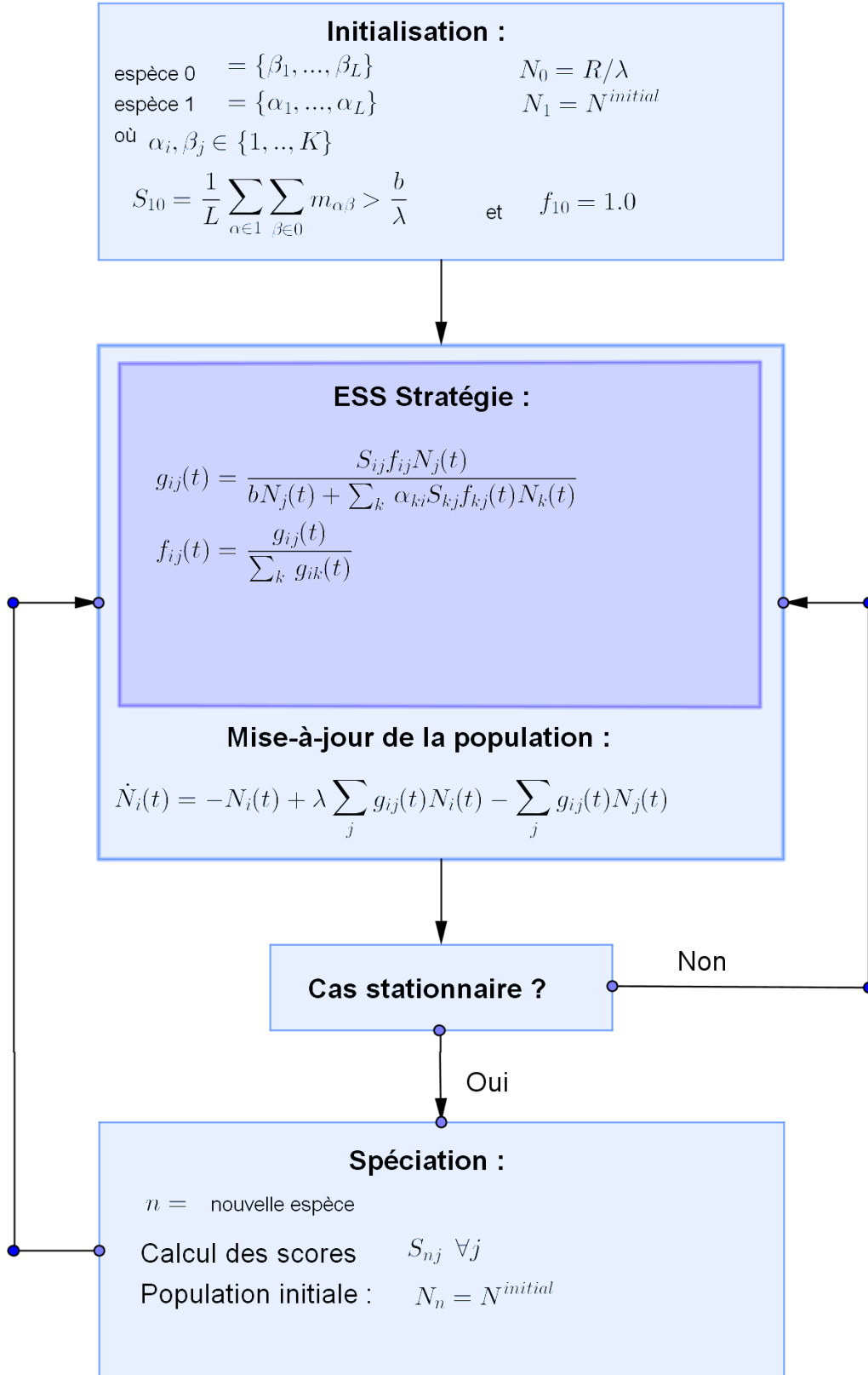
5.4 Approche numérique

La description du *Webworld Model* maintenant terminée, nous pouvons passer à la partie pratique du modèle. Cette section décrit donc principalement l'élaboration du programme et les choix que nous avons posés pour parvenir à reproduire les résultats présentés dans l'article étudié [12, 33]. Nous avons choisi le langage de programmation *Matlab* pour sa facilité à manipuler les vecteurs et matrices.

Pour rappel, le modèle est basé sur deux types d'échelle : l'une relative à la vie d'un individu, l'autre de type évolutionnaire. Il en est de même pour le programme qui, d'une part, fait évoluer la population de chaque espèce et d'autre part, fait évoluer l'ensemble des espèces au moyen de spéciations et d'extinctions.

La FIGURE 5.5 illustre l'algorithme utilisé pour l'évolution des espèces. La première étape concerne l'initialisation : on crée la matrice de scores des caractéristiques, que nous avons notée $m_{\alpha\beta}$, on crée également la première espèce ainsi que l'environnement 0 en leur assignant un ensemble unique de caractéristiques, on calcule ensuite le score de l'espèce 1 face à l'environnement et on pose son effort initial à 1. Il faut ensuite effectuer une boucle sur le nombre de spéciations désiré, ce qui constitue l'échelle de temps évolutionnaire. Durant celle-ci, après chaque équilibre de population, on enlève les espèces éteintes et on effectue une spéciation.

L'échelle de temps relative à la vie d'un individu concerne le second encadré : on y fait évoluer de manière implicite les réponses fonctionnelles g_{ij} et les effort associés f_{ij} en gardant les tailles de population fixes. On arrête l'évolution lorsque la différence maximale entre les efforts d'une itération à l'autre est inférieure à 10%. On met ensuite la taille de population à jour en tenant compte des derniers efforts et réponses fonctionnelles calculés.

FIGURE 5.5: Algorithme du *Webworld Model*

5.4.1 Evolution des espèces

Afin de faire évoluer une population d'individus, nous appliquons la dynamique de population définie par l'équation (5.3) à chaque espèce i durant un certain laps de temps. Cette limite de temps est choisie de sorte à ce que chaque population atteigne un état d'équilibre stable. Après plusieurs essais et vérifications, nous avons choisi de faire évoluer les populations durant 1000 pas de temps, ce qui nous paraissait un bon compromis entre l'atteinte d'un équilibre et une limite de temps raisonnable.

La FIGURE 5.6 illustre les grandes étapes utilisées lors de la programmation de l'évolution des espèces. Pour rappel, l'environnement, la quantité de ressources disponibles, n'évolue pas dans le temps.

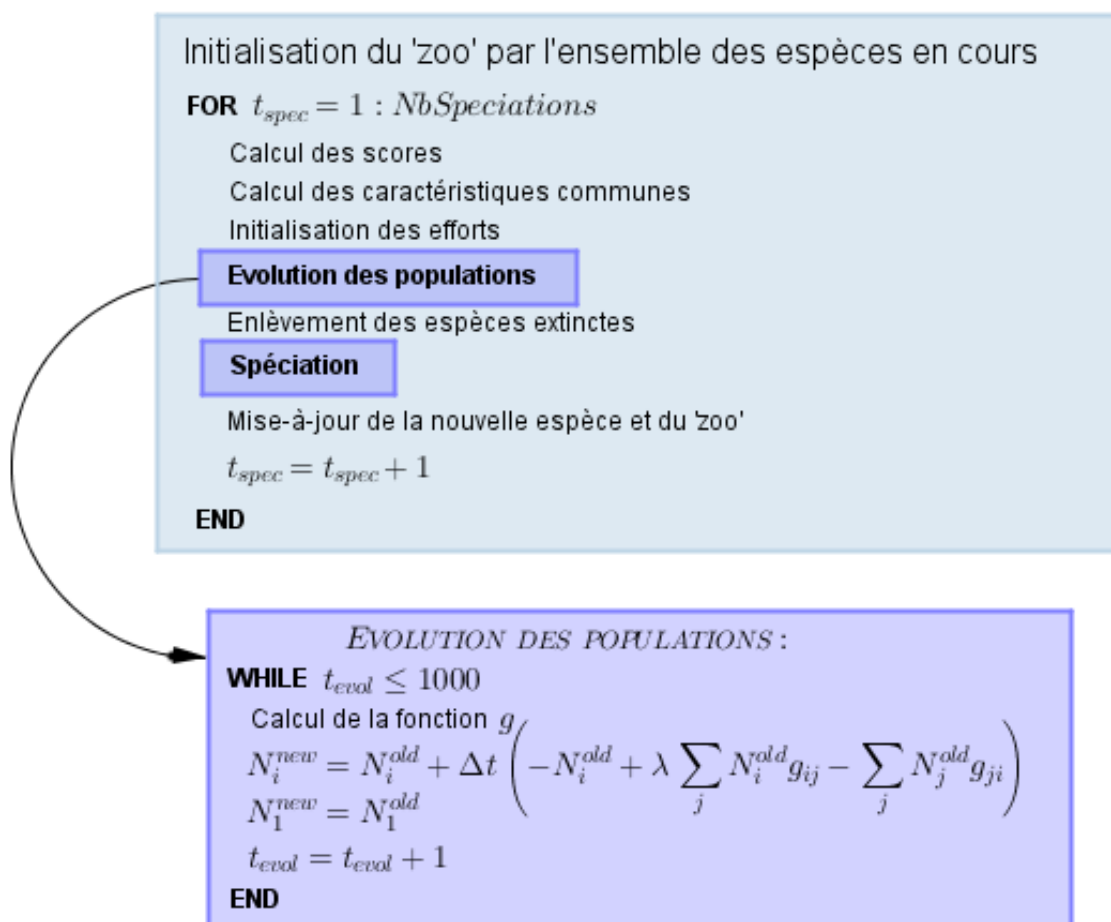


FIGURE 5.6: Algorithme d'évolution des espèces

On voit ici clairement les deux types d'échelles : l'une sur le nombre de spéciations (dénotée sur la figure par $NbSpeciations$), l'autre sur le temps d'évolution des populations.

5.4.2 Spéciations et extinctions

Après l'évolution de l'ensemble des espèces apparaissent les phénomènes de spéciations et d'extinctions. La spéciation consiste à choisir aléatoirement une « espèce parent » parmi les espèces encore existantes. Une nouvelle espèce semblable est ensuite créée : celle-ci ne diffère de l'espèce parent que par une caractéristique (également choisie aléatoirement). Elle est introduite dans l'écosystème avec une taille de population égale à 1 tandis que la taille de population de l'espèce parent est diminuée de 1. Si la taille de population de n'importe quelle espèce tombe en-dessous de 1, celle-ci est enlevée de l'écosystème, c'est ce qu'on appelle l'extinction. Après chaque spéciation et éventuelle extinction, le processus d'évolution des espèces reprend de façon normale.

Ce procédé de spéciation est expliqué par la FIGURE 5.7. Pour rappel, chaque spéciation se fait donc après 1000 pas de temps. On peut y noter que la nouvelle espèce doit respecter certaines règles, à savoir contenir L caractéristiques différentes et ne représenter aucune espèce existante ou ayant déjà existé. Cette dernière condition se vérifie au moyen du « zoo » que l'on met à jour après chaque spéciation.

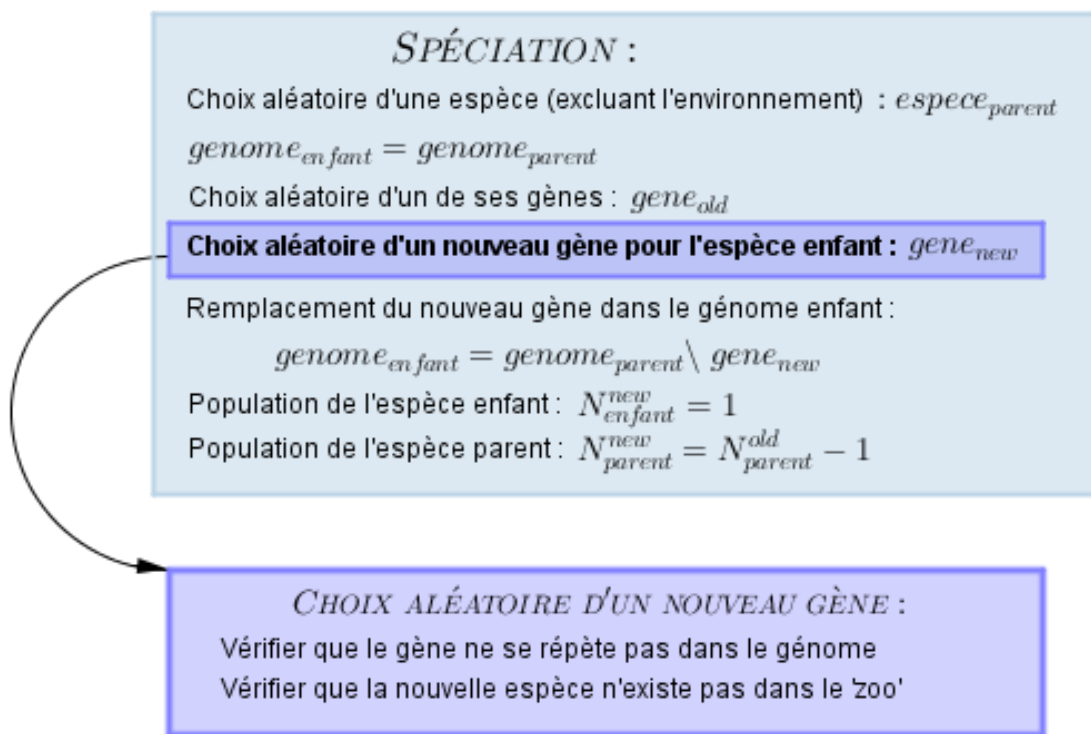


FIGURE 5.7: Algorithme de spéciation

5.4.3 Calcul de la réponse fonctionnelle

Les réponses fonctionnelles (5.4) et (5.6) s'implémentent de façon assez simple car elles sont très explicites. Par contre, la dernière réponse, que nous avons définie de façon implicite, s'implémente plus difficilement et nécessite de s'attarder dessus.

Pour rappel, cette réponse fonctionnelle prend la forme

$$g_{ij}(t) = \frac{S_{ij}f_{ij}N_j(t)}{bN_j(t) + \sum_k \alpha_{ki}S_{kj}f_{kj}(t)N_k(t)}, \quad (5.22)$$

où le facteur f_{ij} représente la fraction d'efforts que l'espèce i fournit dans la prédation de l'espèce j et que nous avons défini par

$$f_{ij}(t) = \frac{g_{ij}(t)}{\sum_k g_{ik}(t)}, \quad (5.23)$$

de sorte à ce que le gain par unité d'effort g_{ij}/f_{ij} soit égal pour chaque proie j . Ce dernier choix, comme nous l'avons précédemment vu, mène à une stratégie évolutionnaire stable (**ESS**). Commençons par décrire la manière dont les efforts sont calculés.

Les efforts f_{ij} de chaque espèce i sont continuellement mis à jour de sorte à rester proches des valeurs définies par la condition **ESS**. Si les efforts satisfont l'équation (5.23), par définition de celle-ci, ils satisfont la condition **ESS**. Par contre, si nous commençons avec des efforts qui ne vérifient pas la condition souhaitée, en calculant les valeurs de g_{ij} par l'équation (5.22) et en les substituant dans l'équation (5.23) nous obtenons un nouvel ensemble d'efforts qui sont plus proches de la condition **ESS**. Répéter ce procédé permet la convergence des efforts vers les valeurs espérées.

En pratique, on met à jour les efforts en itérant les équations (5.23) et (5.22) jusqu'à ce que la différence maximale entre les efforts d'une itération à l'autre soit inférieure à un certain seuil (ce seuil est souvent fixé à 10% de la valeur des efforts). Les tailles de population restent fixes pendant les itérations et ne sont mises à jour qu'une fois le seuil atteint.

Les efforts de chaque espèce sont amenés à changer continuellement. Par exemple, si la taille d'une proie j augmente au cours du temps, un prédateur i pourra appliquer plus d'efforts dans la prédation de j , même si la fraction d'efforts f_{ij} est au départ nulle. De même, si une autre espèce prédatrice de j vient à s'éteindre, la compétition diminue en faveur de l'espèce i qui pourra alors se nourrir en plus grande quantité de l'espèce j et par conséquent augmenter la fraction d'efforts f_{ij} .

Un problème se pose alors dans le cas particulier où l'**ESS** correspond à un choix d'efforts nuls. Les itérations de l'équation (5.23) partant d'une petite valeur de f_{ij} la rendraient toujours plus proche de 0, voire égale à 0 lorsque la valeur tombe sous la barre du plus petit nombre représentable par l'ordinateur. Si cette valeur de f_{ij} est mise à 0, elle n'évoluera jamais, ce qui est en parfaite contradiction avec ce que nous avons établi dans le paragraphe précédent. Pour remédier à ce problème, il faut introduire un effort minimum f_{min} de sorte à ce que, dès qu'un effort f_{ij} devient inférieur à la valeur f_{min} mais possède un score $S_{ij} > 0$, nous posons $f_{ij} = f_{min}$.

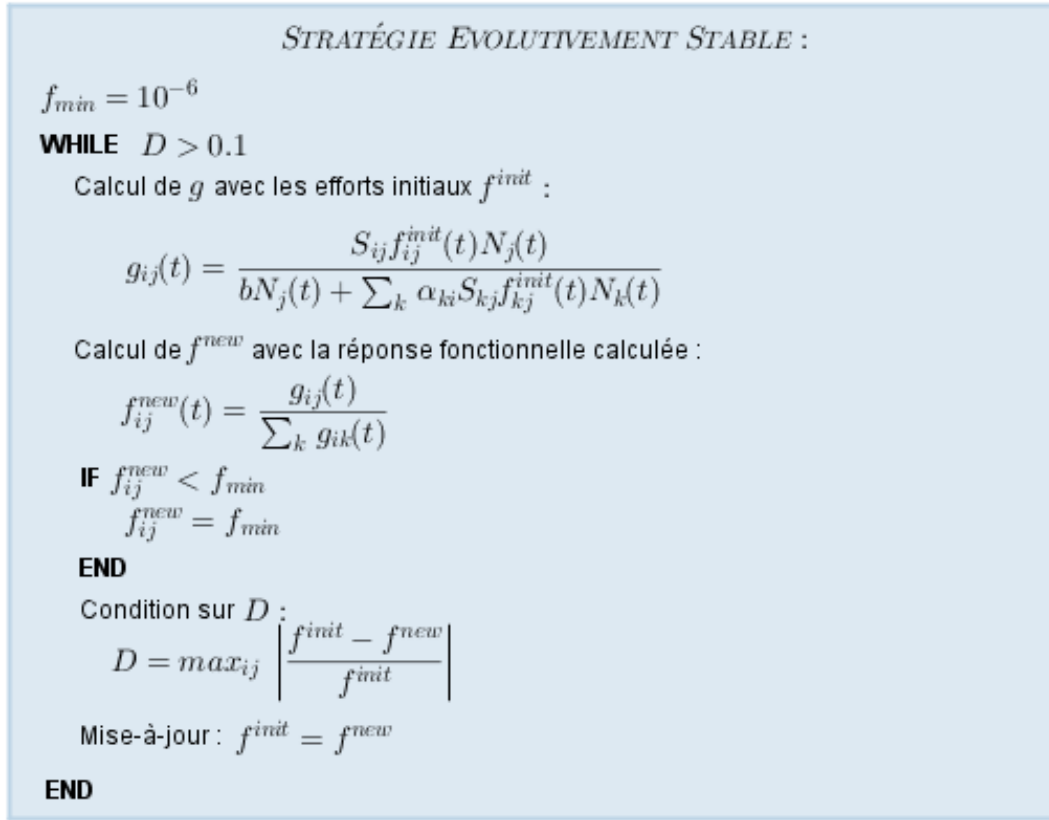


FIGURE 5.8: Algorithme de la réponse fonctionnelle dans le cas d'une stratégie évolutivement stable

5.5 Compétition pour les ressources en l'absence de prédation

Commençons par nous intéresser à la compétition entre producteurs primaires pour les ressources externes en l'absence de consommateurs. Toutes les espèces se nourrissent des ressources externes (celles provenant de l'environnement) uniquement puisque il n'y pas de prédation. Ce qui signifie que

$$S_{i0} > 0, \forall i \text{ et } S_{ij} = 0, \forall i, j \neq 0.$$

Pour survivre en tant que producteur primaire, une espèce i doit posséder un score $S_{i0} > b/\lambda$ (en accord avec l'équation (5.5)). De plus, deux espèces coexistent si leur score sont suffisamment proches l'un de l'autre (plus précisément, s'ils vérifient la condition donnée par l'équation (5.10)).

Naturellement, les espèces avec un score trop bas sont hors-compétition et sont amenées à s'éteindre. Cependant, avec l'introduction des facteurs α définis par le degré de similarité entre espèces (équation (5.7)), le score n'est plus le seul paramètre qui définit si l'espèce survivra ou non. En effet, une espèce avec un score bas mais dont les caractéristiques sont relativement

différentes de celles de ses concurrents va réduire la compétition existante et donc avoir une chance de survivre.

À l'inverse, une espèce possédant le même score mais des caractéristiques semblables à des espèces fort bien adaptées risquera d'être hors-compétition. On peut expliquer ceci par le fait que les espèces utilisent les ressources de manière différente. Par exemple, des espèces de plantes qui se différencient de par leur taille, leur faculté d'adaptation à différentes températures, etc, peuvent utiliser la quantité de lumière et d'espace de façon plus effective. Le paramètre c joue un rôle important dans la détermination du degré de compétition : si c est proche de 1, la compétition est forte même entre des espèces aux caractéristiques relativement éloignées, si c est plus petit, la compétition diminue et on s'attend donc à un écosystème hautement diversifié.

Les FIGURES 5.9, 5.10 et 5.11 représentent l'évolution du nombre d'espèces et du score maximal en l'absence de toute prédation entre espèces avec un paramètre de compétition respectivement égal à $c = 0.3$, $c = 0.5$ et $c = 0.8$. Notons ici que le temps est exprimé en terme de spéciations. Chaque unité de temps correspond à une spéciation, et donc à 1000 pas de temps d'évolution de populations.

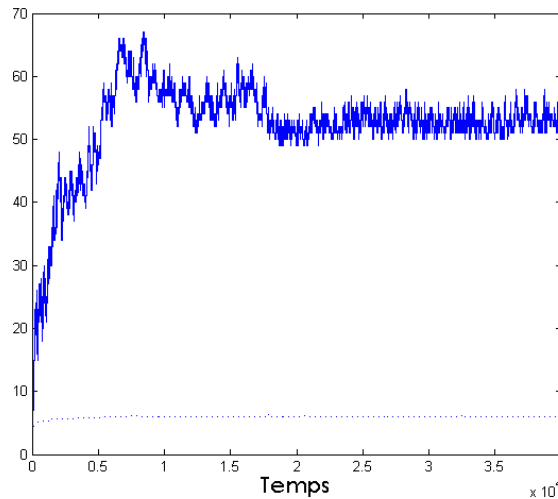


FIGURE 5.9: Simulation de la compétition entre espèces basales en l'absence de toute prédation. Evolution temporelle du nombre d'espèces (—) et du score maximal (---), ressources $R = 1000$, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.1$ et paramètre de compétition $c = 0.3$.

Nous pouvons remarquer que, dans chaque cas, le nombre d'espèces tend à se stabiliser en ne variant plus que de quelques unités sur un grand nombre de générations. Ceci signifie qu'aucune nouvelle espèce ne peut être ajoutée de manière stable aux autres espèces. De plus, posséder un score élevé ne signifie pas forcément avoir une large population. Lorsque la compétition est faible, un grand nombre d'espèces coexistent, ce qui est en accord avec les résultats vus précédemment (rappelez-vous que la condition de coexistence de deux espèces dépend du facteur de similarité α lui-même défini grâce au facteur de compétition c) et ce ne sont pas les plus

fortes en termes de score qui survivent.

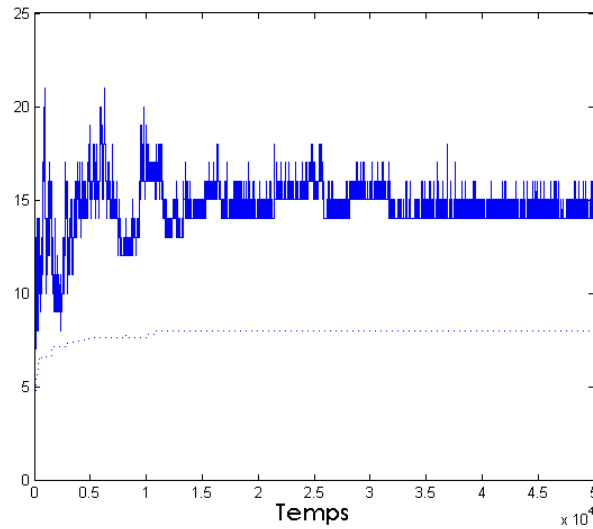


FIGURE 5.10: Simulation de la compétition entre espèces basales en l'absence de toute prédation. Evolution temporelle du nombre d'espèces (—) et du score maximal (—), ressources $R = 1000$, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.1$ et paramètre de compétition $c = 0.5$.

A l'inverse, un facteur de compétition $c \geq 0.8$ réduit clairement le nombre d'espèces capables de coexister. Les seules espèces survivantes sont celles qui sont le mieux adaptées, sous-entendu, qui ont le meilleur score, et qui se ressemblent donc beaucoup.

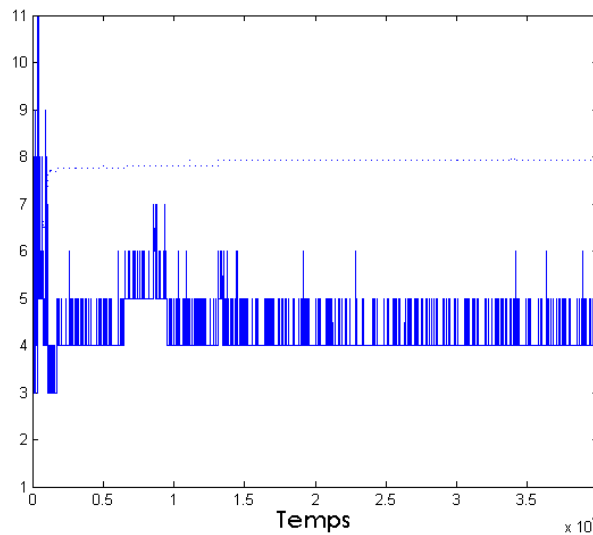


FIGURE 5.11: Simulation de la compétition entre espèces basales en l'absence de toute prédation. Evolution temporelle du nombre d'espèces (—) et du score maximal (—), ressources $R = 1000$, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.1$ et paramètre de compétition $c = 0.8$.

5.6 Compétition pour les ressources avec prédation

Intéressons-nous maintenant au modèle en présence de prédation. Comme précédemment, nous commençons avec un seul producteur primaire et ajoutons une espèce à chaque génération en suivant les règles de spéciation que nous avons déjà établies. Etant donné que nous ne contrôlons pas les scores, le réseau qui sera créé contiendra plusieurs couches trophiques et pas uniquement des producteurs primaires.

Malgré la complexité des interactions en présence de prédation (en témoignent les équations de dynamique de population), la taille des populations convergent rapidement vers un point fixe, ce qui permet d'atteindre une stabilité avant chaque nouvelle spéciation.

Contrairement au cas sans prédation dont les courbes atteignaient un plateau, le modèle en présence de prédation crée sans arrêt de nouvelles espèces qui s'adaptent et en perd d'autres, comme le montre la FIGURE 5.12. La configuration des espèces n'est pas assez bien adaptée que pour empêcher l'invasion de nouvelles espèces.

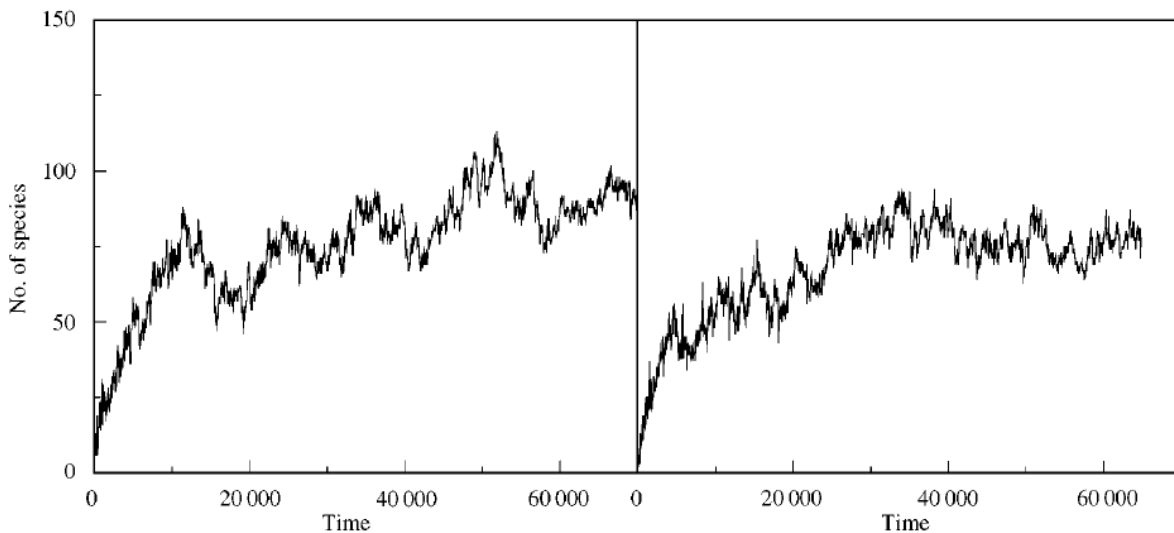


FIGURE 5.12: Simulation de la compétition entre espèces en présence de prédation. Evolution temporelle du nombre d'espèces, ressources $R = 350000$, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.005$ et paramètre de compétition $c = 0.5$ [12].

Attardons-nous maintenant sur le paramètre de compétition c . Pour rappel, une faible valeur de c correspond à une compétition moindre et permet davantage de diversité parmi les espèces. On peut clairement remarquer sur la FIGURE 5.13 que plus le paramètre c est faible, plus le nombre d'espèces augmente rapidement au cours du temps de spéciation. La TABLE 5.1 reprend les quantités observées dans le réseau lors de simulations pour chaque valeur étudiée du paramètre c . On peut y voir que lorsque c décroît, le nombre de liens par espèce, le pourcentage d'espèces intermédiaires et le niveau trophique moyen augmentent. Par contre, le pourcentage d'espèces basales diminue.

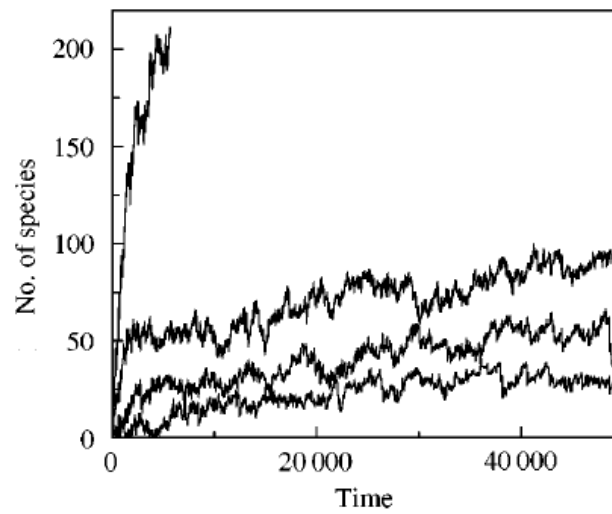


FIGURE 5.13: Simulation de la compétition entre espèces en présence de prédation en faisant varier le paramètre de compétition c - $c = 0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ (de haut en bas). Evolution temporelle du nombre d'espèces, ressources $R = 350000$, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.005$ [12].

	c			
	0.8	0.6	0.4	0.2
Nombre d'espèces	27	55	79	196
Pourcentage d'espèces basales	12	9	8	2
Pourcentage d'espèces intermédiaires	86	90	90	90
Pourcentage d'espèces supérieures	2	1	2	8
Niveau maximal moyen	4.0	3.91	3.69	3.03
Liens par espèces	1.68	1.70	2.33	5.33
Niveau moyen	2.15	2.28	2.38	2.45

TABLE 5.1: Caractéristiques du réseau en faisant varier c

Finalement, la FIGURE 5.14 illustre les simulations effectuées en faisant varier la quantité de ressources disponibles R . Comme attendu, plus il y a de ressources, plus l'écosystème se développe et donc plus le nombre d'espèces présentes augmente rapidement.

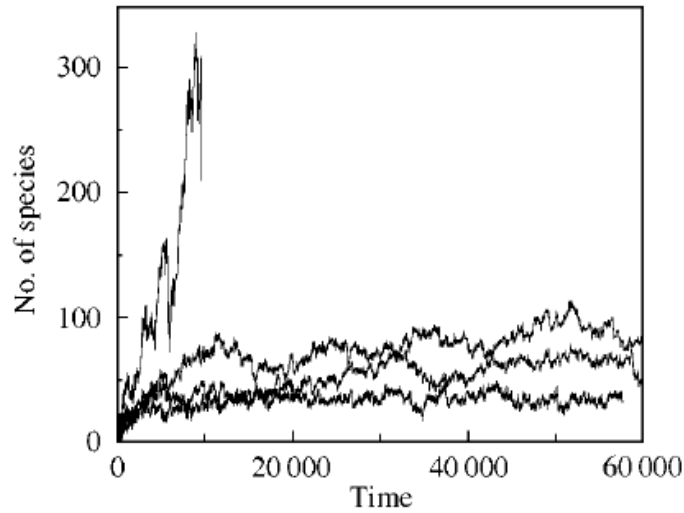


FIGURE 5.14: Simulation de la compétition entre espèces en présence de prédation en faisant varier la quantité de ressources disponibles - $R = 10^4, 10^5, 3.5 \times 10^5, 10^6$ (du bas vers le haut). Evolution temporelle du nombre d'espèces, paramètre de la réponse fonctionnelle $b = 0.005$ et paramètre de compétition $c = 0.5$ [12].

Chapitre 6

Robustesse face aux variations de paramètres

Ce chapitre s'intéresse à la robustesse du *Webworld Model*, c'est-à-dire sa capacité à rester stable face à des perturbations externes. Nous modélisons ici ces perturbations par la modification de certains des paramètres du modèle tels que le nombre de caractéristiques possibles, K , et le nombre de caractéristiques que possède chaque espèce, L . Ces paramètres jouent bien sûr un rôle dans la diversité des espèces. D'une part, lorsque K augmente, le nombre d'espèces différentes possibles augmente également, d'autre part, si L augmente, la probabilité que deux espèces aient des caractéristiques en commun augmente sensiblement. En dénotant le nombre d'espèces possibles par S_p , nous obtenons

$$S_p = \frac{K!}{L!(K-L)!}.$$

Nous remarquons dès lors que pour les valeurs que nous avons prises, à savoir $K = 500$ et $L = 10$, le nombre d'espèces possibles est de l'ordre de 10^{20} , autrement dit, une infinité. Il semblerait donc que les variations de ces paramètres, pour peu que le choix de nouvelles espèces reste « infini », n'influencera pas le comportement du modèle. Pour nous en assurer, nous avons reproduit quelques simulations qui font respectivement varier K et L .

6.1 Variation du nombre de caractéristiques existantes K

Commençons par analyser le cas où le nombre de caractéristiques possibles varie tandis que le nombre de caractéristiques alloué à chaque espèce reste fixé à 10. La FIGURE ?? illustre les étapes nécessaires pour obtenir de tels résultats. Les résultats demandant beaucoup de temps pour être obtenus, ceux que nous vous présentons dans la TABLE 6.1 et la FIGURE 6.2 proviennent de l'article [23].


```

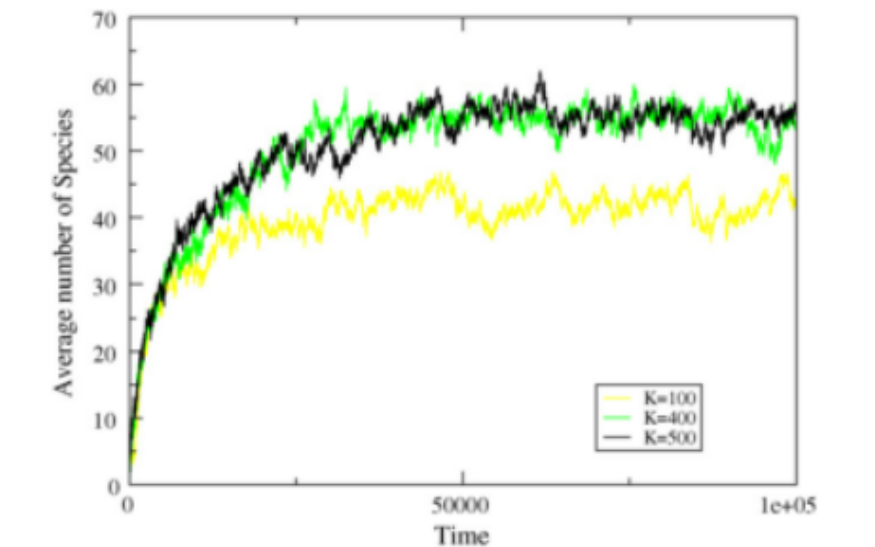
FUNCTION [B,I,T] = SummaryNetwork(f,S)
FOR species = 1 : NbSpecies
    IF  $S(\text{species}, 1) > 0$  and  $f(\text{species}, 1) > 0.1$ 
        net(species) = 1
    END    % identifier les espèces de base (se nourrissant de l'environnement 1)
END
FOR level = 1 : NbSpecies
    FOR i, j = 2 : NbSpecies
        IF  $S(i, j) > 0$  and  $f(i, j) > 0.1$  and  $\text{net}(j) == \text{level}$ 
            net(i) = level + 1
        END
    END    % Pour chaque niveau, identifier les espèces se nourrissant
END    du niveau inférieur ( $\text{net}(j) = \text{level}$ )

% net(i) détermine le niveau de l'espèce i

On calcule le nombre d'espèce dans chaque niveau
les espèces de base correspondent au niveau 1 (B)
les espèces supérieures correspondent au niveau maximal (T)
les espèces intermédiaires correspondent aux autres niveaux (I)

```

FIGURE 6.1: Pseudo-code : quantités du réseau concernant les espèces

FIGURE 6.2: Nombre d'espèces en fonction du temps de spéciation pour différentes valeurs de K [23]

	K		
	100	300	500
Valeur approximative de S_p	10^{13}	10^{18}	10^{20}
Nombre d'espèces	38.0 ± 6.0	49.0 ± 7.0	48.0 ± 5.0
Fraction d'espèces basales	0.14 ± 0.02	0.12 ± 0.03	0.12 ± 0.02
Fraction d'espèces intermédiaires	0.77 ± 0.05	0.80 ± 0.05	0.79 ± 0.05
Fraction d'espèces supérieures	0.09 ± 0.04	0.07 ± 0.05	0.09 ± 0.04
Niveau maximal	4.0 ± 0.1	4.0 ± 0.1	4.0 ± 0.1
Liens par espèces	1.7 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.6 ± 0.2
Niveau moyen	2.4 ± 0.1	2.3 ± 0.1	2.4 ± 0.1

TABLE 6.1: Caractéristiques du réseau en faisant varier K et gardant L fixé à 10

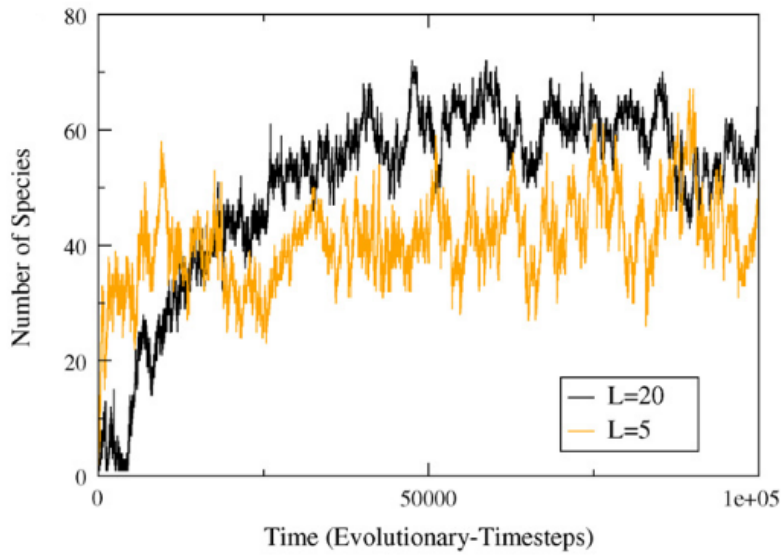
Nous pouvons remarquer que le nombre d'espèces présentes dans le réseau ne varie que très peu avec K tandis que les autres valeurs observées ne se modifient presque pas. Dans le cas présent, la valeur de K influe principalement sur le nombre d'espèces différentes possibles, nombre qui varie de 10^{13} à 10^{20} pour des valeurs de K entre 100 et 500. Vu le petit nombre d'espèces réellement présentes dans le réseau, les variations de K ne semblent jouer aucun rôle tant que le nombre d'espèces possibles reste suffisamment élevé.

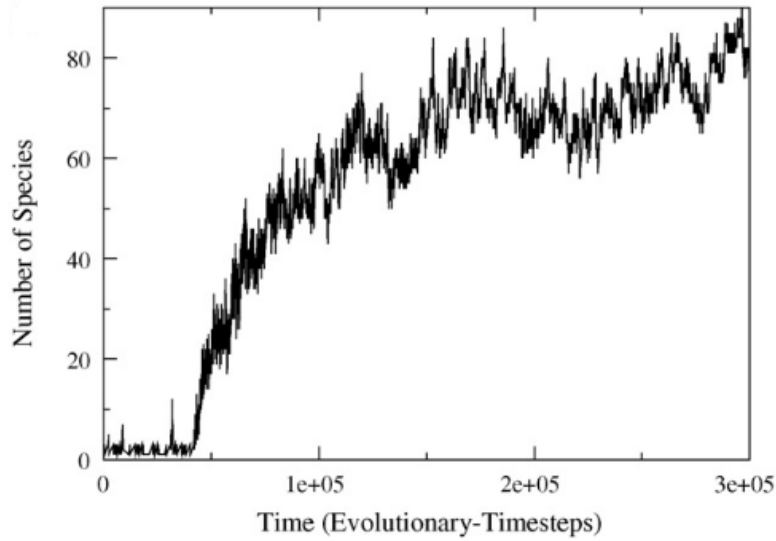
6.2 Variation du nombre de caractéristiques attribuées à chaque espèce L

Les résultats concernant la variation du paramètre L peuvent s'obtenir de la même façon que les résultats précédent. Pour les mêmes raisons expliquées précédemment, ceux que nous présentons proviennent également de l'article [23] et sont repris dans la TABLE 6.2 et les FIGURES 6.3, 6.4, 6.5 et 6.6.

Contrairement au paramètre K , le paramètre L joue un rôle important dans le modèle puisqu'il apparaît dans le calcul des scores et intervient donc directement dans la dynamique de population. Comme on peut le constater dans la table ci-dessus, non seulement le nombre d'espèce augmente avec L mais en plus, les fractions d'espèces basales, intermédiaires et supérieures présentent certaines variations lorsque la valeur de L est modifiée. Les nombres d'espèces basales et supérieures augmentent en même temps que L tandis que le nombre d'espèces intermédiaires diminue.

	L			
	5	20	50	100
Valeur approximative de S_p	10^{11}	10^{35}	10^{59}	10^{107}
Nombre d'espèces	51.0 ± 9.0	54.0 ± 7.0	58.0 ± 7.0	58.0 ± 7.0
Fraction d'espèces basales	0.13 ± 0.03	0.12 ± 0.04	0.09 ± 0.04	0.09 ± 0.03
Fraction d'espèces intermédiaires	0.77 ± 0.06	0.81 ± 0.05	0.87 ± 0.06	0.87 ± 0.07
Fraction d'espèces supérieures	0.10 ± 0.05	0.07 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.02 ± 0.03
Niveau maximal	3.9 ± 0.2	4.0 ± 0.1	4.0 ± 0.2	4.0 ± 0.1
Liens par espèces	1.8 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2
Niveau moyen	2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.2

TABLE 6.2: Caractéristiques du réseau en faisant varier L et gardant K fixé à 500FIGURE 6.3: Nombre d'espèces en fonction du temps de spéciation pour différentes valeurs de L - $L = 5$ et $L = 20$ [23]

FIGURE 6.4: Nombre d'espèces en fonction du temps de spéciation pour $L = 70$ [23]

Des FIGURES 6.3 et 6.4, on constate que plus L est grand, plus le nombre d'espèces augmente lentement. L'écosystème est au début très peu diversifié car les espèces se ressemblent énormément, ce qui s'explique de façon simple. Considérons le nombre de caractéristiques communes entre deux espèces p et i , noté n_{pi} , et que l'espèce p soit l'espèce parent choisie lors de la spéciation. L'espèce enfant qui en découle sera l'espèce e et, par définition d'une spéciation, une caractéristique de l'espèce parent est modifiée dans le génome enfant. Elle possède donc $L - 1$ caractéristiques communes avec l'espèce parent, soit $n_{pe} = L - 1$. Se posent alors trois cas différent :

- soit la caractéristique propre à l'enfant est une caractéristique possédée par l'espèce i alors que la caractéristique supprimée ne l'était pas ;
- soit la caractéristique supprimée était possédée par l'espèce i mais plus celle ajoutée ;
- soit elles l'étaient toutes deux ou ne l'étaient aucune.

On obtient donc les relations possibles suivantes

$$n_{ei} = \begin{cases} n_{pi} + 1, \\ n_{pi} - 1, \\ n_{pi}. \end{cases}$$

Considérons ensuite que l'espèce p diffère de l'espèce i en k caractéristiques. On obtient donc que $n_{pi} = L - k$, et par définition, le facteur q_{pi} (qui représente la fraction de caractéristiques communes) vaut $q_{pi} = \frac{L-k}{L}$. Dès lors,

$$q_{ei} = \begin{cases} \frac{n_{pi} + 1}{L} = 1 + \frac{1 - k}{L}, \\ \frac{n_{pi} - 1}{L} = 1 - \frac{1 + k}{L}, \\ \frac{n_{pi}}{L} = 1 - \frac{k}{L}. \end{cases} \quad (6.1)$$

De l'équation 6.1, on peut donc déduire que plus L est grand, moins la nouvelle espèce sera différente des espèces existantes. Le facteur q rentrant directement en compte dans le calcul de la réponse fonctionnelle, les variations du paramètre L jouent donc un rôle dans la dynamique de population et leurs effets sont de ralentir la diversité de l'écosystème puisque chaque espèce ajoutée est semblable à celles déjà présentes.

Malgré tout, à force de spéciations, le système évolue et, une fois que le nombre d'espèces adaptées augmente enfin, celui-ci décolle car on a le choix entre plusieurs espèces parents pour effectuer la spéciation. Ce fait est parfaitement illustré par les FIGURES 6.4 et 6.5, sur lesquelles on peut voir que lorsque L est plus élevé, le système met plus de temps à évoluer.

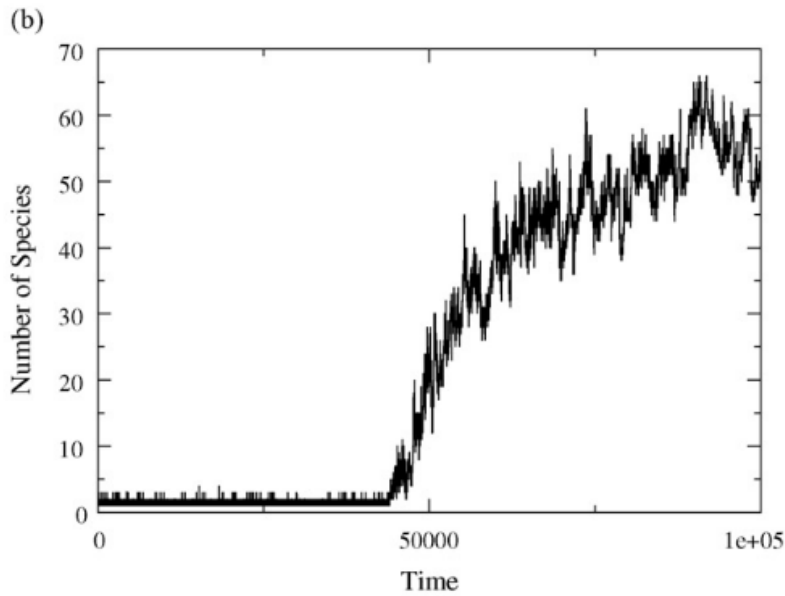


FIGURE 6.5: Nombre d'espèces en fonction du temps de spéciation pour $L = 100$ [23]

Il existe également des cas où le système est incapable d'évoluer, même durant une large période de temps. Vu le faible nombre d'espèces, ce genre de système est plus rapide à obtenir d'un point de vue numérique. La FIGURE 6.6 illustre d'ailleurs une reproduction (en bas) d'un résultat de l'article [23] (en haut).

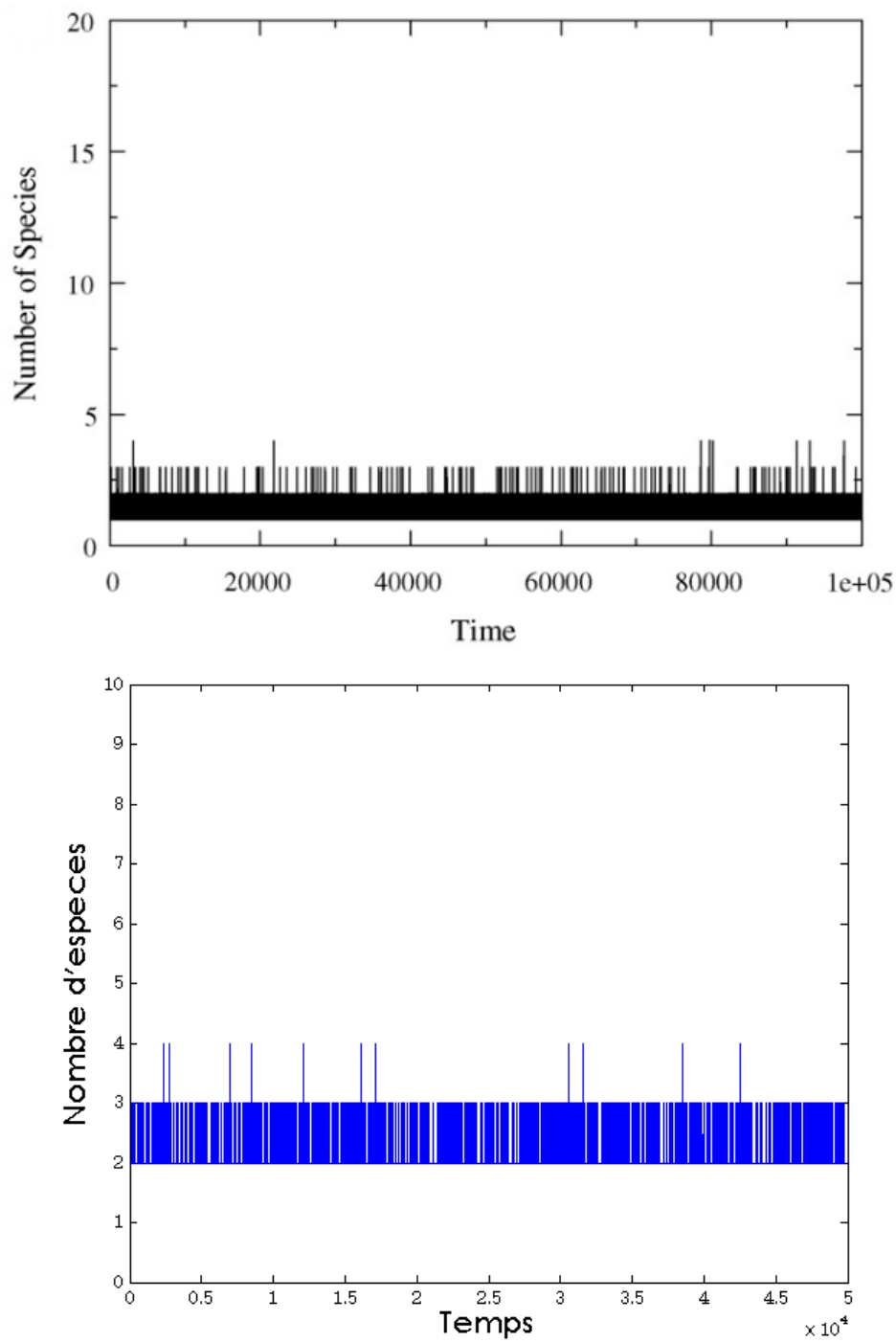


FIGURE 6.6: Nombre d'espèces en fonction du temps de spéciation pour $L = 100$ - Article [23]
en haut, reproduction en bas

Chapitre 7

Conclusions et perspectives

Dans ce travail, nous nous sommes en premier lieu attardés sur les caractéristiques statiques des réseaux trophiques. Cette approche via la théorie des graphes nous a permis de comprendre des propriétés écologiques importantes que nous rappellerons ci-dessous.

La seconde étape fut l'étude du *Webworld Model*, modèle conçu pour représenter l'évolution des interactions entre espèces. Introduit en 1998 par Caldarelli, il fut amélioré en 2001 par Drossel, Higgs et McKane. Notre principale source de travail fut la compréhension de l'article intitulé *The influence of Predator-Prey Population Dynamics on the Long-term Evolution of Food Web Structure*, écrit par les auteurs précités. Après l'avoir étudié attentivement, nous avons reproduit les codes qui y étaient décrits pour obtenir des résultats semblables à ceux présentés par les auteurs.

Nous nous sommes ensuite intéressés à la robustesse du modèle, faisant varier les paramètres qui définissent une espèce. Finalement, nous avons étudié la résilience écologique du modèle en lui appliquant quelques perturbations. Voici un résumé des conclusions que nous avons pu tirer dans les différentes parties de ce travail.

7.1 Conclusions sur les réseaux trophiques

Les réseaux trophiques, ces réseaux complexes de par leurs multiples interactions et la nature de celles-ci, font encore aujourd'hui l'objet d'études quant à leurs propriétés statiques. Les réseaux que nous observons dans la nature sont fort divers, tirer des conclusions générales sur les propriétés qu'ils présentent n'est dès lors pas aisé.

Les grandes idées à retenir sont les suivantes :

- les réseaux trophiques sont des réseaux de transport (les ressources provenant de l'environnement et des espèces sont transmises de niveau trophique en niveau trophique) dont l'efficacité est relativement bonne dû à la faible distance moyenne entre deux espèces ;
- le nombre de niveaux trophiques n'excède jamais quatre ;
- la connectance des réseaux se partage entre deux hypothèses, celle d'**échelle du lien d'espèces** qui avance que la connectance diminue lorsque le nombre d'espèces augmente, et celle de **connectance constante** qui considère que la connectance est constamment égale à 0.1 ;

- le coefficient de clustering prend une valeur plus élevée dans les réseaux trophiques réels que dans les réseaux aléatoires ;
- la distribution des degrés dépendrait de la valeur de la connectance, une valeur faible signifierait un comportement en loi de puissance tandis qu’une valeur plus élevée correspondrait à une loi exponentielle.

On peut dès lors remarquer que les réseaux trophiques ne présentent pas les propriétés universelles attendues des réseaux complexes. Les points importants sur lesquels s’appuyer pour tirer ce genre de conclusion sont d’abord la distribution des degrés et le coefficient de clustering qui prennent des valeurs assez inattendues et imprévisibles. Elles permettent d’ailleurs de déduire que les réseaux trophiques ne présentent pas la propriété de « Petit-Monde » ni celle de réseaux « sans-échelle » qui s’avèrent pourtant vraies pour de nombreux autres réseaux.

7.2 Conclusions sur le *Webworld Model*

De nombreuses recherches en écologie ont pour but la modélisation des réseaux trophiques et ce depuis quelques années déjà. Les premiers modèles à apparaître sont les modèles en cascade et les niches qui génèrent des réseaux statiques. Même si le modèle de niche, plus récent, améliore quelque peu le modèle en cascade, tous deux ne reproduisent pas les résultats empiriquement observés concernant l’efficacité des réseaux de transport. Une première conclusion est que ce genre de modèles statiques ne peut reproduire de manière fiable les réseaux trophiques réels.

La première particularité du *Webworld Model* est que celui-ci est au contraire un modèle dynamique. La seconde est qu’il opère sur plusieurs échelles de temps : l’une relative à la vie d’un individu, l’autre beaucoup plus longue faisant évoluer l’écosystème entier. La distribution des efforts effectués par les espèces dans la recherche de nourriture suit une stratégie évolutivement stable. La base du modèle, à savoir la description des espèces, leurs scores les uns face aux autres et l’état initial, sont créés aléatoirement. Ensuite, le modèle évolue au moyen de spéciations et d’extinctions qui apparaissent une fois que les populations des espèces existantes atteignent un équilibre.

7.3 Perspectives d’améliorations du modèle

Comme nous avons pu le remarquer tout au long de ce travail, modéliser l’évolution des espèces n’est pas chose aisée tant la nature est complexe. De nombreux paramètres entrent en jeu dont un grand nombre qu’il nous est difficile, voire impossible, de représenter mathématiquement. Le *Webworld Model* tient déjà compte de quelques paramètres tels que le degré de similitude entre espèces ou le degré d’efforts appliqués par chaque espèce lors de la prédation.

Rappelez-vous le rôle important que tiennent les ressources et l’environnement dans un écosystème : apport de lumière à certaines espèces de plantes, périodes hivernales amenant à la migration, périodes de sécheresse amenant à l’extinction,... Autant de caractéristiques qui dépendent directement de la région terrestre où est placé l’écosystème, et plus encore, de la

planète.

Il semble dès lors indispensable que les caractéristiques de la planète considérée entrent en jeu. En effet, prenons comme exemple l'obliquité de la planète. Ce facteur détermine non seulement les saisons mais également les durées du jour et de la nuit, et par conséquent, la durée d'ensoleillement et l'énergie apportée. Un autre exemple intéressant est la distance séparant la planète du Soleil qui est directement impliquée dans le calcul de la température ambiante.

Une idée intéressante semble donc être l'introduction de ses paramètres dans le calcul des ressources. On pourrait par exemple définir une équation propre à l'évolution des ressources (qui, pour rappel, ont jusqu'à présent été considérées comme constantes) qui prendrait en compte les saisons, les changements de température et autres modifications météorologiques.

Une autre idée serait de modifier le taux de mortalité, premier terme de l'équation d'évolution ci-dessous

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = -N_i(t) + \lambda \sum_j N_i g_{ij}(t) - \sum_j N_j g_{ji}(t),$$

qui a été fixé identiquement pour chaque espèce. Certaines espèces sont plus « fragiles » que d'autres et ce à des moments bien différents. Le taux de mortalité pourrait être fonction de la tenacité des espèces, elle-même fonction du temps et de l'endroit et différente pour chaque espèce.

7.4 Analyse supplémentaire : la résilience du modèle

De manière générale, le mot « résilience » est utilisé pour désigner la capacité d'un organisme ou structure à supporter des changements dans son environnement et s'y adapter [47]. Cette notion existe dans de nombreux domaines tels que la physique, la psychologie, l'informatique ou encore l'économie. En écologie, la résilience d'un écosystème est sa capacité à retrouver un fonctionnement normal après avoir subi une importante perturbation. En guise d'exemple, la résilience d'une prairie consiste en l'apparition de nouvelles pousses après le passage du feu.

Ce concept a été introduit par l'écologiste canadien C. S. Holling en 1973 afin de décrire la résistance des systèmes naturels face à des perturbations elles aussi naturelles ou causées par l'homme. La première définition qu'il proposa est la suivante : « *la résilience est le temps nécessaire pour un écosystème à revenir à un équilibre ou état stable après une perturbation* », ce qu'il appela « résilience ingénierie » [19].

En 2004, il définit la « résilience écologique » comme « *la capacité d'un système à absorber un changement perturbant et à se réorganiser en intégrant ce changement, tout en conservant essentiellement la même fonction, la même structure, la même identité et les mêmes capacités de réaction* ».

Une analyse supplémentaire sur le *Webworld model* pourrait donc être l'étude de sa résilience afin de connaître sous quelles conditions il s'adapte aux perturbations que l'on peut lui appliquer et en quelle mesure. La principale perturbation à lui imposer serait l'ajout d'une ou

plusieurs espèces en plus des spéciations initialement prévues. Selon la nature des espèces que l'on introduit, le modèle peut s'y adapter plus ou moins rapidement ou amorcer l'extinction d'un grand nombre d'espèces qui subiraient par exemple la trop forte compétition face à de nouveaux prédateurs.

Cette idée nous semblait d'un grand intérêt dans ce mémoire mais le temps nécessaire pour parvenir à de réels résultats nous a manqué suite à des problèmes techniques en rapport avec l'élaboration des codes et l'utilisation du cluster¹.

1. Cluster *Hercules* de l'Université de Namur

Table des figures

1.1	Exemple de système complexe	1
1.2	Exemple de réseau trophique	2
2.1	Exemple de chaîne alimentaire et des 3 catégories d'êtres vivants	5
3.1	Exemples de graphes : simple, orienté, connexe et connexe minimal	8
3.2	Degrés entrant et sortant des nœuds d'un graphe	8
3.3	Distance entre les nœuds d'un graphe	8
3.4	Coefficient de clustering	9
3.5	Quantités propres à un arbre	10
3.6	Arbre couvrant d'un graphe	10
4.1	Connectance	12
4.2	Obtention d'un arbre couvrant	13
4.3	Configurations possibles d'arbres	13
4.4	Relation entre le coût de transport et le nombre de nœuds	15
4.5	Relations allométriques des réseaux	17
4.6	Nombre d'espèces proies en fonction du nombre d'espèces prédatrices	18
4.7	Coefficients de clustering d'un réseau réel et de son réseau aléatoire	20
4.8	Distribution de degrés de quatre réseaux réels	22
4.9	Distribution cumulée de degrés de quatre réseaux réels	23
4.10	Exemple de réseau « Petit-Monde »	24
5.1	Equilibre de population - Producteur primaire face à l'environnement	29
5.2	Equilibre de réponse fonctionnelle - Producteur primaire face à l'environnement	30
5.3	Equilibre de population - Producteurs primaires face à l'environnement	32
5.4	Equilibre de réponse fonctionnelle - Producteurs primaires face à l'environnement	33
5.5	Algorithme du <i>Webworld Model</i>	39
5.6	Algorithme d'évolution des espèces	40
5.7	Algorithme de spéciation	41
5.8	Algorithme de la réponse fonctionnelle dans le cas d'une stratégie évolutivement stable	43
5.9	Evolution des populations en l'absence de prédation : paramètre de compétition $c = 0.3$	44
5.10	Evolution des populations en l'absence de prédation : paramètre de compétition $c = 0.5$	45

5.11	Evolution des populations en l'absence de prédation : paramètre de compétition $c = 0.8$	45
5.12	Evolution des populations en présence de prédation	46
5.13	Evolution des populations en présence de prédation - Variation du paramètre de compétition	47
5.14	Evolution des populations en présence de prédation - Variation des ressources . .	48
6.1	Pseudo-code : quantités du réseau	50
6.2	Robustesse du <i>Webworld Model</i> - Variation du paramètre K	50
6.3	Robustesse du <i>Webworld Model</i> - Variation du paramètre L (1)	52
6.4	Robustesse du <i>Webworld Model</i> - Variation du paramètre L (2)	53
6.5	Robustesse du <i>Webworld Model</i> - Variation du paramètre L (3)	54
6.6	Robustesse du <i>Webworld Model</i> - Variation du paramètre L (4)	55

Lexique

Coefficient de clustering	C'est la probabilité que deux voisins d'un nœud soient voisins l'un de l'autre.
Connectance	Propre à un réseau trophique, c'est le rapport entre le nombre observé de liaisons trophiques et le nombre théorique maximal.
Distance moyenne	Propre à un graphe, elle désigne le nombre de liens nécessaires pour relier deux nœuds pris au hasard.
Efficacité de transport	L'efficacité d'un réseau est sa capacité à transporter les ressources d'un niveau trophique à l'autre.
Petit-monde	Un réseau possède la propriété de « petit-monde » lorsque le nombre moyen de liens entre deux de ses éléments varie très lentement avec le nombre d'éléments.
Réseau	Un réseau représente, à la fois, un ensemble d'éléments reliés les uns aux autres et ces relations elles-mêmes.
Réseau trophique	Réseau de chaînes alimentaires reliées les unes aux autres et par lesquelles transitent énergie et matière.
Résilience	La résilience d'un modèle constitue sa capacité à supporter des changements dans son environnement et à s'y adapter.
Robustesse	La robustesse d'un modèle est sa capacité à rester stable face à des perturbations externes.
Scale free	Un réseau est invariant d'échelle (« scale free ») si la distribution de ses degrés suit une loi de puissance, le degré d'un élément étant le nombre de liens qu'il possède avec les autres éléments.
Stratégie évolutivement stable	Une stratégie évolutivement stable est une stratégie qui ne peut être surpassée par aucune autre une fois qu'elle a été adoptée par la population.
Système complexe	Un système complexe est un système dont on ne peut prédire l'évolution ou le résultat.

Bibliographie

- [1] Albert R., Barabási A.-L., Statistical mechanics of complex networks, *Reviews of Modern Physics* (2002) vol. 74, pp. 47-97
- [2] Allesina S., A General Model for Food Web Structure, *Science* (2008) vol. 320, pp. 658-659
- [3] Arditi R. & Ginzburg L. R., Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence, *Journal of Theoretical Biology* (1989) vol. 139, pp. 311-326
- [4] Banavar J., Maritan A., Rinaldo A., Size and form in efficient transportation networks, *Nature* (1999) vol. 399, pp. 130-132
- [5] Caldarelli G., Higgs P.G. & McKane A.J., Modelling Coevolution in Multispecies Communities, *Journal of Theoretical Biology* (1998) vol. 193, pp. 345-358
- [6] Caldarelli G., Garlaschelli G., Pietronero L., *Statistical Mechanics of Complex Networks : Food Web Structure and the Evolution of Complex Networks*, 0075-8450, Springer, Berlin, 2003, pp. 148-166
- [7] Camacho J., Guimerà R. & Amaral L.A.N., Robust Pattern in Food Web Structure, *Physical Reviews Letter* (2002), vol. 88, 228102
- [8] Cartozo C.C., Garlaschelli D., Caldarelli G., Ecological Networks, linking structure to dynamics in food webs, *Oxford University Press*, 0195188160, 2005,
- [9] Christian R.R. & Luczkovich J.J., Organizing and Understanding a Winter's Seagrass Foodweb Network through Effective Trophic Levels, *Ecol. Model* (1999), vol. 117, pp. 99-124
- [10] Cohen J.E. & Briand F., Trophic links of community food webs, *Ecology* (1984) vol. 81, pp. 4105-4109
- [11] Cohen J.E., Briand F. & Newmann C.M., *Community Food Webs : Data and Theory* (1990), Berlin, Springer
- [12] Drossel B., Higgs P. & McKane A.J., The Influence of Predator-Prey Population Dynamics on the Long-term Evolution of Food Web Structure, *Journal of Theoretical Biology* (2001) vol. 208, pp. 91-107
- [13] Dunne J.A., Williams R.J., Martinez N.D., Food-web structure and networks theory : The role of connectance and size, *PNAS* (2002) vol. 99 no. 20, pp. 12917-12922
- [14] Garlaschelli D., Universality in food webs, *The European Physical Journal B* (2004) vol. 38, pp. 277-285
- [15] Garlaschelli D., Caldarelli G. & Pietronero L., Universal scaling relations in food webs, *Nature* (2003), vol. 423, pp. 165-168
- [16] Goldwasser L. & Roughgarden J., Construction and Analysis of a Large Caribbean Food Web, *Ecology* (1993) vol. 74, pp. 1216-1233

- [17] Hall, S.J. & Raffaelli D.G., Static Patterns in Food Webs : Lessons from a Large Web, *Animal Ecol.* (1991), vol. 63, pp. 823-842
- [18] Hazza H., *Scale free network*, <http://sesar.dti.unimi.it/TecNuoviMedia/Doc/Scale-Free-Network.pdf>, consulté le 7 mai 2013
- [19] Holling C.S., Resilience and stability of ecological systems, *Annual Review of Ecology and Systematics* (1973) 4, pp. 1-23
- [20] Huxham M., Beaney S. & Raffaelli D., Do parasites reduce the chances of triangulation in a real food web?, *OIKOS* (1996) vol. 76, pp. 284-300
- [21] Lawton J.H., Ecological Concepts, *Blackwell Scientific* (1989), pp. 43-78
- [22] Levorato V., *Contributions à la Modélisation des Réseaux Complexes : Prétopologie et Applications*, p. 23,
- [23] Lugo C.A. & McKane A.J., The robustness of the Webworld model to changes in its structure, *Ecological complexity* (2008), pp. 106-120
- [24] Martinez N.D., Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web, *Ecol. Monogr.* (1991) vol. 61, pp. 367-392
- [25] Martinez N.D., Constant Connectance In Community Food Webs, *The American Naturalist* (1992) vol. 139, pp. 1208-1218
- [26] Montoya J.M, Solé R.J, Small World Patterns in Food Webs, *Journal of Theoretical Biology* (2002) vol. 214, pp. 405-412
- [27] Memmott J., Martinez N.D. & Cohen J.E., Predators, parasitoids and pathogens : species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web, *J. Anim. Ecol.* vol. 69, pp. 1-15
- [28] Olivieri I. & Gouyon P.-H., *Génétique évolutive et théorie des jeux*, <http://www.genet.univ-tours.fr/mediatheque/>, consulté le 2 février 2014
- [29] Parker G. & Smith J.M., *Optimality theory in evolutionary biology*, *Nature* 348, pp. 27-33 http://tel.archives-ouvertes.fr/docs/00/46/07/08/PDF/These_VL.pdf, consulté le 15 avril 2013
- [30] Pimm, S.L., Lawton J.H. & Cohen J.E., Food Web Patterns and Their Consequences, *Nature* (1991), vol. 350, pp. 669-674
- [31] Pimm S.L., *Food Webs*, London : Chapman et Hall (1982)
- [32] Polis G.A., Complex Trophic Interactions in Deserts : An Empirical Critique of Food-Web Theory, *Amer. Natur.* (1991), vol. 138, pp. 123-155
- [33] Quince C., Higgs P. & McKane A.J., Food web structure and the evolution of ecological communities, *Lecture Notes in Physics (LNP)*, (2002) vol. 585, pp. 281-298
- [34] Ricklefs, Miller, *Ecologie*, 2-7445-0145-X, De Boeck, Bruxelles, 2005
- [35] Solé R.V. & Montoya J.M., Complexity and fragility in ecological networks, *Proc. R. Soc. Lond.* (2001) vol. 268, pp. 2039-2040
- [36] Warren P.H., Spatial and Temporal Variation in the Structure of a Fresh-water Food Web, *Oikos* (1989), vol. 55, pp. 299-311
- [37] Watts D.J. & Strogatz S.H., Collective Dynamics of Small-World Networks, *Nature* (1998), vol. 393, pp. 440-442

- [38] West G.B., Brown J.H. & Enquist B.J., The Fourth Dimension of Life : Fractal Geometry and Allometric Scaling of Organisms, *Science* (1999) vol. 284, pp. 1677-1679
- [39] European Southern Observatory : Zone habitable, <http://www.eso.org/public/chile/images/eso0915b/>, consulté le 10 mars 2013
- [40] geniusinfo.net : Univers, <http://geniusinfo.net/rachel.html>, consulté le 10 mars 2013
- [41] Le dictionnaire visuel : Réseau alimentaire, http://www.ikonet.com/fr/ledictionnairevisuel/static/qc/reseau_alimentaire_etres_vivants, consulté le 10 mars 2013
- [42] *Little Rock Lake Trophic Web*, <http://peacelab.cloudapp.net/LittleRockLakeTrophicWebInfo.html>, consulté le 12 mai 2013
- [43] University of Illinois at Chicago : Food Webs, http://www.uic.edu/classes/bios/bios101/x311_files/textmostly/slide19.html, consulté le 13 mars 2013
- [44] Wikipedia : Inclinaison de l'axe, http://fr.wikipedia.org/wiki/Inclinaison_de_l'\%27axe, consulté le 13 mars 2013
- [45] Wikipedia : Biocénose, <http://fr.wikipedia.org/wiki/Bioc\%C3\%A9nose>, consulté le 15 avril 2013
- [46] Wikipedia : Etude du petit monde, http://fr.wikipedia.org/wiki/\%C3\%89tude_du_petit_monde, consulté le 16 avril 2014
- [47] Wikipedia : Résilience (écologie), http://fr.wikipedia.org/wiki/R\%C3\%A9silience_\%28\%C3\%A9cologie\%29, consulté le 15 juillet 2014